

**QUANTITATIVE BESTIMMUNG  
DER VERLAUFSRICHTUNGEN  
DER NERVENFORTSÄTZE  
IN DER GROSSHIRNRINDE**

Inaugural-Dissertation  
zur Erlangung der Doktorwürde  
des Fachbereiches Biologie  
der Freien Universität Berlin

---

vorgelegt von Henry Lee Seldon aus Indianapolis, Indiana

---

1976

---



Digitized by the Internet Archive  
in 2026

[https://archive.org/details/IA41533901\\_0003](https://archive.org/details/IA41533901_0003)

**QUANTITATIVE BESTIMMUNG  
DER VERLAUFSRICHTUNGEN  
DER NERVENFORTSÄTZE  
IN DER GROSSHIRNRINDE**

Inaugural-Dissertation  
zur Erlangung der Doktorwürde  
des Fachbereiches Biologie  
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von Henry Lee Seldon aus Indianapolis, Indiana

Referent: Prof. Dr. med. D. G. von Keyserlingk

Korreferenten: Prof. Dr. rer. nat. J. Brandenburg

Prof. Dr. rer. nat. R. Menzel



Gedruckt mit Genehmigung des Fachbereiches Biologie der  
Freien Universität Berlin.

Promoviert am: 26. Oktober 1976

## Inhaltsverzeichnis

|                                                                                            |    |
|--------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| I. Einleitung.....                                                                         | 1  |
| II. Projekt 1 - Elektronenmikroskopie der Area 17 der Katze..                              | 5  |
| A. Vorbemerkung: Funktionelle topographische Organisation<br>der Area 17.....              | 5  |
| B. Material und Methode.....                                                               | 6  |
| C. Mathematische Überlegungen, Auswertung.....                                             | 8  |
| D. Ergebnisse.....                                                                         | 13 |
| 1. Katalog nach Schicht und Typ.....                                                       | 16 |
| 2. Zusammenfassung nach Typ.....                                                           | 22 |
| III. Projekt 2 - Lichtmikroskopie an Golgi-Präparaten.....                                 | 30 |
| A. Area 17 eines Affen.....                                                                | 30 |
| 1. Vorbemerkung: Funktionelle topographische<br>Organisation der Area 17.....              | 30 |
| 2. Material und Methode.....                                                               | 31 |
| 3. Ergebnisse.....                                                                         | 32 |
| B. Area 4 und Frontalhirn der Katze.....                                                   | 37 |
| 1. Vorbemerkung: Funktionelle topographische<br>Organisation.....                          | 37 |
| 2. Material und Methode.....                                                               | 38 |
| 3. Ergebnisse.....                                                                         | 40 |
| IV. Diskussion.....                                                                        | 47 |
| V. Zusammenfassung.....                                                                    | 54 |
| VI. Literaturverzeichnis.....                                                              | 56 |
| VII. Anhang: Abbildungen der Ergebnisse der<br>elektronenmikroskopischen Untersuchung..... | 61 |



## I. Einleitung

Der Großhirnrinde liegt eine Ordnung zugrunde. Frühe Untersuchungen über die Zyto- und Myeloarchitektur der Hirnrinde zeigten, daß die Rinde in Schichten eingeteilt werden kann, die sich durch ihre Zellpopulationen voneinander unterscheiden (Brodmann, 1909; Vogt und Vogt, 1919; v. Economo, 1929). Ramon y Cajal (1911) zeigte, daß nicht alle theoretisch mögliche Zellformen vorkamen, sondern daß alle Zellen in relativ wenige Klassen eingestuft werden konnten; die überwiegende Mehrheit der jetzt bekannten Zelltypen können noch in diese Klassen eingeordnet werden. Daß die thalamischen Afferenzen in Schicht IV (nach der allgemeinen Klassifizierung) einlaufen und sich dort verzweigen, daß sie die Gennari'schen Streifen in der Sehrinde bilden, daß die Sternzellen (Ramon y Cajals "cellules étoilées") mit ihren wolkenförmigen Dendritenbäumen auch in jener Schicht besonders dicht gepackt sind, daß die Pyramidenzellen hauptsächlich oberhalb und unterhalb dieser Schicht liegen und daß ihre apikalen Dendriten senkrecht zur Hirnoberfläche laufen (wogegen ihre basalen Dendriten ziemlich waagerecht liegen), gehört zur Frühgeschichte der Neuroanatomie. Die vertikale Struktur der Hirnrinde, wohl das Hauptobjekt der neuroanatomischen Hirnforschung seit jenen Zeiten, ist nicht zu verkennen.

Eine große Schar von neueren anatomischen Arbeiten, z.B. von Szentágothai (1969, 1973), Tömböl (1975), Lund (1973), Shkolnik-Yarros (1971), und Valverde (1971), ist in der Erläuterung der Hirnrindenstruktur weiter vorgedrungen. Verbindungen in und zwischen den verschiedenen Schichten sind beobachtet worden; die Endigungen von Afferenzen, sowohl thalamischen als auch corticalen, sind weiter erforscht aber noch nicht endgültig festgelegt worden (Jones und Powell, 1970; Valverde und Ruiz-Marcos, 1969); der Ursprung von corticalen Efferenzen ist entdeckt worden (Lund, 1975). Die Größenordnung der Ausbreitung von Dendriten, Axonen, und Axonkollateralen ist genauer gemessen worden, und über ihre funktionelle Bedeutung wurden Überlegungen angestellt (Szentágothai, 1975). Die Rollen, die die verschiedenen Zelltypen bei der Verarbeitung von Signalen spielen, werden langsam aufgeklärt (van Essen und Kelly, 1973; Lund und Boothe, 1975).

Trotz dieser Arbeiten ist bisher ungeklärt geblieben ob es eine übergeordnete, laterale (d.h. tangentielle) anatomische Ordnung von Dendriten und Axonen in den einzelnen Gebieten der Hirnrinde gibt.

Wenn ja, in welchem Verhältnis steht diese zur jeweiligen funktionellen Gliederung, oder zur makroskopischen Hirnstruktur? Oder ist jede Area von einer Grenze zur anderen homogen; ist die tangentielle Ordnung darin einheitlich in allen Richtungen? In unserer heutigen Vorstellung der corticalen Architektonik wird das Verhältnis zwischen den verschiedenen Zellen bzw. Zelltypen zueinander berücksichtigt, ihre Orientierung in der "Ebene" der Hirnrinde aber nicht. Aber gerade diese Orientierungen könnten Hinweise auf eine morphologische Grundlage der tangentialen funktionellen Einteilung der Hirngebiete geben. Ein frühes Modell von Sholl (1955) hat als Grundlage "the assumption of a certain randomness of arborization, both of dendrites and of axons within spaces of known sizes and forms" (Szentágothai, 1973, S. 314), worauf sich später die Kritik von Szentágothai bezog - "This 'randomness' is indeed one important aspect of the cortical neuropil; however, as has been shown in the description of certain cell types and their axons, cortical connectivity shows also some features of rather elaborate specificity" (1973, S. 314). Aber die Spezifität, die er meint, hat nichts mit unserer Frage zu tun; sie betrifft die der verschiedenen Zellarten (Korbzellen, Pferdeschweif-Axone, u.s.w.). Zur Tatsache, daß Modelle der Anatomie der Hirnrinde die tangentielle Struktur vernachlässigt haben, kommt hinzu, daß Hirnpräparate fast ausschließlich in Seitenansicht betrachtet werden; in seinem opus magnum zeigt selbst Ramon y Cajal (1911) nur eine einzige Zeichnung von einem tangentialen Schnitte durch die Großhirnrinde, und zwar in der Schicht I. Eine Asymmetrie in der vertikalen Ebene ist dann sehr gut sichtbar, aber eine Asymmetrie parallel zur Oberfläche bleibt verborgen.

Jedoch deuten viele Arbeiten auf eine Überordnung in der Hirnrinde hin. Die Neurophysiologie hat für viele Hirngebiete eine klare funktionelle Gliederung gezeigt; die Funktion jedes Punktes ist von der des Nachbarpunktes unterschiedlich. Penfield (1950) hat die funktionelle Struktur der sensomotorischen Gebiete als "homunculi" aufgezeichnet; innerhalb dieser Gebiete haben Forscher wie Mountcastle (1957), Phillips (1966), und Asanuma und Rosén (1972) die genauere funktionelle Einteilung, bzw. ein funktionelles Kontinuum, beschrieben. Goldstein et al (1970) haben eine tonotopische Projektion vom Ohr zur Hörrinde gefunden. Holmes (1938), Hubel und Wiesel (1962, 1968, 1969), und viele

andere wiesen eine retinotopische Projektion vom Auge zur Sehrinde nach, und in der Sehrinde eine Organisation nach "ocular dominance" und nach Orientierung eines optimalen Schlitzreizes. Auf der anatomischen Seite sind die entsprechenden Arbeiten viel weniger zahlreich. Das Kleinhirn, z.B. sieht aus, als sei es auf orthogonalen Achsen aufgebaut (Eccles, 1967). Woolsey und seine Mitarbeiter (1974) haben die sogenannte "barrel"-Struktur im somatosensorischen Gebiet der Maus- und Rattenhirnrinde entdeckt. Peters und Walsh (1972) fanden, daß die Verteilung von apikalen Dendriten im somatosensorischen Cortex nicht gleichmäßig ist; aber sie fanden auch keine deutliche Ordnung darin. LeVay, Hubel, und Wiesel (1975) haben nachgewiesen, daß die Grenzen zwischen den funktionellen "ocular dominance columns" in der Area 17 des Affen auch histologisch zu sehen sind, und zwar durch die Dichte der Afferenzen. Colonnier (1964) entdeckte eine Vorzugsrichtung bei den Dendritenbäumen von Sternzellen im visuellen Cortex der Katze; Marin-Padilla (1969, 1970) fand eine bestimmte Orientierung bei Korbzellen im menschlichen motorischen Cortex. Young (1960) fand Vorzugsrichtungen bei den Fortsätzen der Bipolarzellen im optischen Lobus des Octopus. Eckert (1976) beschrieb welche im dritten optischen Lobus der Fliege.

Mit Ausnahme von Colonnier hat keiner eine Messung der tangentialen Verlaufsrichtungen und deren statistische Auswertung vorgenommen. Für seine Messungen verwandte er nur Silber-imprägnierte Präparate. Eine statistische, anatomische Erfassung des Problems, die die Verlaufsrichtungen von allen Nervenfortsätzen bei bestimmten Regionen in der Hirnrinde berücksichtigt, fehlt bisher.

Wir haben daher versucht, die Verlaufsrichtungen quantitativ zu erfassen. Wir haben dafür nicht die Strukturen einzelner Zellen oder Zelltypen analysiert, sondern uns auf die Organisation von ganzen Populationen von Zellen konzentriert, die an ein und demselben Ort in der Großhirnrinde vorkommen. Als Charakteristikum dieser Zellpopulationen werden hier die Länge und Verlaufsrichtung der Nervenfortsätze in den Vordergrund gestellt. Die Frage kann daher folgendermaßen formuliert werden: Weisen diese Populationen von Nervenfortsätzen eine zufällige Anordnung auf, oder gibt es Vorzugsrichtungen, und insbesondere welche, die in einem Zusammenhang mit der tangentialen Gliederung der Hirnrinde stehen? Bei einer zufälligen Verteilung sähen die verschiedenen Hirn-

gebiete tangential homogen aus. Man könnte daraus schließen, daß die Morphologie nichts zur funktionellen Gliederung beiträgt. Wie oben erwähnt, haben die Untersuchungen von Colonnier und Marin-Padilla Hinweise auf eine nicht zufällige Verteilung der Verlaufsrichtungen gegeben. Die vorliegende Arbeit soll eine von verschiedenen Ansätzen ausgehende licht- und elektronenmikroskopische Bearbeitung dieses Problem sein. Sollte diese Suche nach Vorzugsrichtungen erfolgreich sein, dann stellt sich die Frage, in welchem Verhältnis die morphologische Organisation zur funktionellen steht.

## II. Projekt 1 - Elektronenmikroskopie der Area 17 der Katze

### II.A. Vorbemerkung: Funktionelle topographische Organisation

Das Gesichtsfeld wird auf den visuellen Cortex retinotopisch so abgebildet, daß die Projektion einer vertikalen Linie im Gesichtsfeld etwa entlang der longitudinalen Achse des Gyrus postlateralis liegt. Eine horizontale Linie im Gesichtsfeld wird etwa auf die transversale Achse (d.h. in der Richtung vom Sulcus splenius zum Sulcus lateralis) abgebildet (Bilge et al, 1967). Die Projektion der unteren Hälfte des Gesichtsfeldes nimmt ein viel größeres Gebiet in Anspruch als die Projektion der oberen Hälfte.

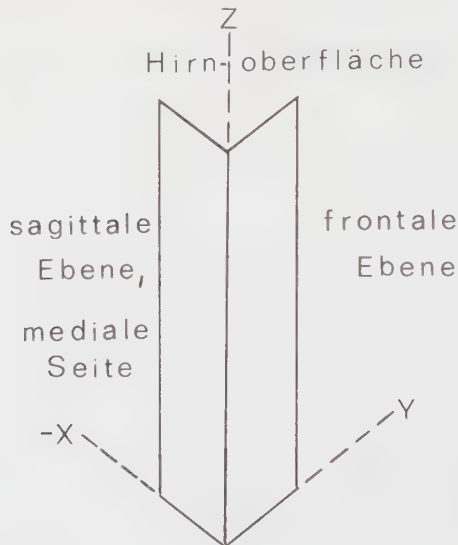
Die Neurone der Area 17 werden funktionell in zwei Klassen unterteilt, die "simple" und "complex" heißen, und die nach den Eigenschaften des sie maximal erregenden Lichtreizes benannt sind (Hubel und Wiesel, 1962). Beide Zellarten reagieren maximal auf schmale rechteckige Lichtreize ("slits" und "bars"). "Simple" Zellen haben kleine Rezeptivfelder mit deutlichen Grenzen. Bei den "complex" Zellen spielt die Orientierung des Lichtreizes die entscheidende Rolle. "Simple" Zellen sind vorwiegend in den Schichten III, IV, und VI zu finden; die "complex" Zellen dagegen liegen in den Schichten II-III und V-VI. In Schicht IV, wo die Afferenzen vom Corpus geniculatum lateralis endigen, fehlen sie. Zellen, die dieselbe optimale Reizorientierung und ähnliche Rezeptivfelder haben, liegen zusammen in einem vertikalen Abschnitt der Hirnrinde, in einer "Säule" von Schicht I bis zur Schicht VI; diese "Säulen" sind die sogenannten "orientation columns." Der tangential Querschnitt der "orientation columns" ist in Form und Durchmesser äußerst variabel (Hubel und Wiesel, 1963). Die Zellen benachbarter Säulen werden durch sehr ähnliche Reize maximal erregt; in der tangentialen Ebene ändert sich also die optimale Reizorientierung beinahe kontinuierlich. Allerdings zeigt sie manchmal auch Sprünge. Es scheint jedoch, daß die Anordnung der "orientation columns" in keinem regelmäßigen Verhältnis zu den morphologischen Hirnachsen steht.

Außer der genannten optimalen Reizgestalt charakterisiert die relative Empfindlichkeit für jedes Auge die funktionellen Eigenschaften der Neurone (Hubel und Wiesel, 1962). Bei der Katze erhalten die meisten Neurone Impulse von beiden Augen; jedoch zeigen sie oft eine Präferenz für ein Auge. Zellen mit derselben okularen Präferenz liegen benachbart;

diese Gruppierungen entsprechen den "ocular dominance columns," die in der Area 17 des Affen viel deutlicher ausgeprägt sind. Mehr ist über die Anordnung dieser Gruppen leider nicht bekannt.

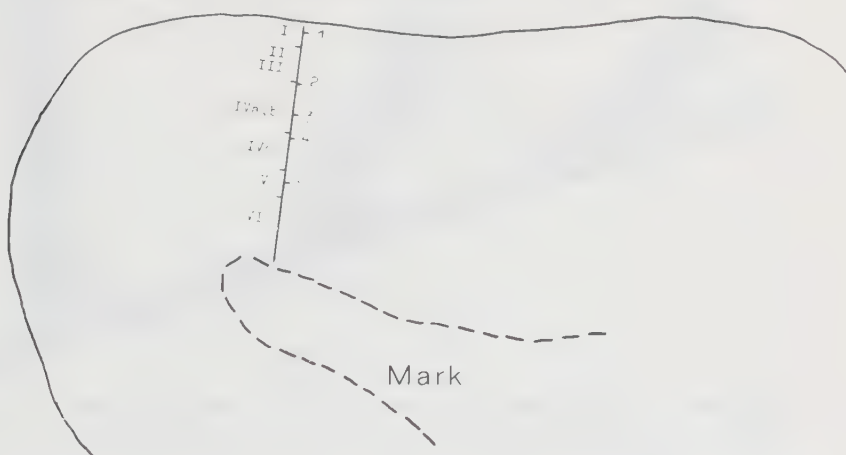
## II.B. Material und Methode

Eine Katze wurde mit 1% Formaldehyd und 1% Glutaraldehyd in Phosphatpuffer perfundiert (Palay und Chan-Palay, 1974). Anschließend wurden aus der Area 17 rechteckige Stücke stereotaktisch herausgeschnitten, so daß jedes Stück eine mediale und eine frontale Fläche besaß. Die Stücke wurden in Osmiumsäure nachfixiert und in Epon eingebettet. Die Blöcke wurden am Ultramicrotom (LKB) so orientiert, daß die Schnitte so senkrecht zur Hirnoberfläche wie möglich lagen; die "senkrechte" Orientierung ließ sich anhand der längs angeschnittenen apikalen Dendriten kontrollieren. Zwei Ultradünnschnitte durch die ganze Hirnrinde (Länge: etwa 2 mm) wurden hergestellt, wobei der eine in der frontalen Ebene, und der andere in der sagittalen Ebene auf der medialen Seite des Blockes lag. Die beiden Schnitte hatten so eine gemeinsame Kante (Text-Abb. 1). Diese Anordnung ermöglichte es, die Messungen in den



Text-Abb. 1. Schnitte von der rechten Area 17 der Katze.

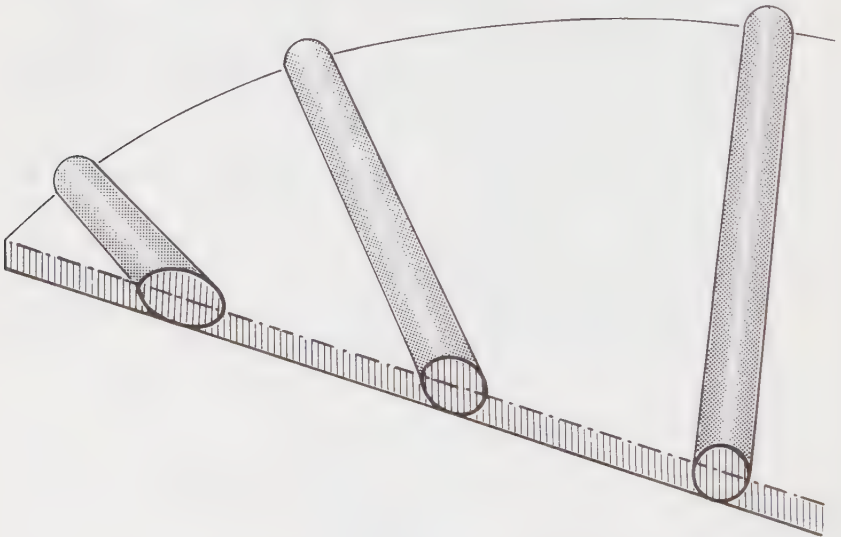
zwei Ebenen am selben Punkt vorzunehmen. Durch die orthogonale Lage der Schnittflächen wurden alle Nervenfortsätze erfaßt, außer denen, die genau senkrecht zur Hirnoberfläche standen. Von den Schnitten in beiden Ebenen wurden an der gemeinsamen Kante Übersichtsaufnahmen mit einem Zeiss EM 9S Elektronenmikroskop gemacht (Vergrößerung 1500x). Die daraus entstandenen Photomontagen wurden anhand gemeinsamer Merkmale (Gefäße und Zellkerne) miteinander verglichen und gepaart, so daß Bezugspunkte in gleicher Tiefe in beiden Ebenen identifiziert werden konnten. Die Einteilung in Schichten erfolgte in Anlehnung an Otsuka und Hassler (1962), mit lokalen Grenzverschiebungen da, wo die Grenzen von Otsuka und Hassler nicht zu passen schienen. Fünf Bezugspunkte in verschiedenen Schichten wurden ausgewählt (Text-Abb. 2); bei jedem Punkte wurden in jeder Ebene 12 Aufnahmen mit einer Vergrößerung von 4600x aufgenommen und anschließend ausgewertet.



Text-Abb. 2. Die fünf Bezugspunkte (1-5), die für die Auswertung ausgewählt wurden. Links ist die Schichteinteilung nach Otsuka und Hassler (1962) wiedergegeben. Der Schnitt entspricht den Horsley-Clarke Koordinaten (-2 antero-posterior, 2 lateral).

## II.C. Mathematische Überlegungen, Auswertung

Dieser Auswertungsmethode liegen einige Annahmen zugrunde. Die erste ist, daß Nervenfortsätze über kurze Strecken zylindrisch sind und einen kreisförmigen Querschnitt haben. Diese Annahme wird durch lichtmikroskopische Aufnahmen (z.B. von Golgi-Präparaten) und durch raster-elektronenmikroskopische Beobachtungen unterstützt (Keyserlingk, 1974). Aus der Kegelschnittmathematik ist dann zu erwarten, daß die Querschnitte im elektronenmikroskopischen Bild ellipsenförmig sind (Text-Abb. 3).



Text-Abb. 3. Eine schematische Darstellung von "Neuronenzylindern" und ihren Querschnitten.

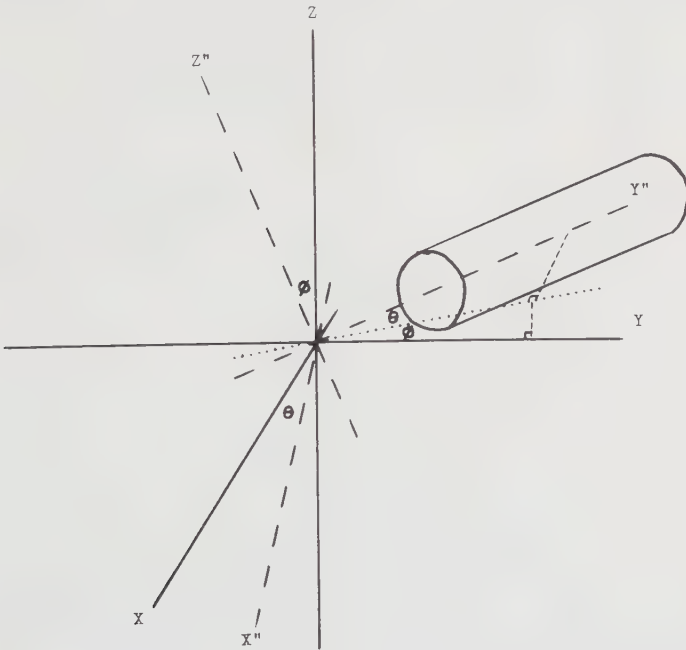
In den Aufnahmen sieht man allerdings, daß die schrägen Querschnitte den erwarteten Ellipsen nicht ganz entsprechen. Sie sind aber ungefähr elliptisch, also stellt die Annahme immerhin eine Annäherung der wahren Lage dar. Die zweite Annahme ist, daß Nervenfortsätze direkt zum Ziel laufen, d.h., daß die an einem zufälligen Punkte des Fortsatzes bestimmte Verlaufsrichtung der wahren Verlaufsrichtung entspricht. Diese Annahme wird ebenfalls durch Beobachtungen an Golgi-Präparaten unterstützt.

Ein Zylinder mit Radius  $r$ , dessen Achse auch die  $Y''$ -Achse eines

Cartesischen Koordinatensystems ( $X''$ ,  $Y''$ ,  $Z''$ ) ist, wird durch die folgende Gleichung beschrieben:

$$x''^2 + z''^2 - r^2 = 0$$

Das Koordinatensystem des Zylinders wird von dem "absoluten" Koordinatensystem ( $X$ ,  $Y$ ,  $Z$ ), d.h. dem des Beobachters, dadurch gewonnen, daß man zuerst eine Drehung um den Winkel  $\varnothing$  um die  $X$ -Achse, dann eine Drehung um den Winkel  $\theta$  um die neue  $Z$ -Achse macht (Text-Abb. 4). Die



Text-Abb. 4. Ein "Neuronenzylinder" mit Euler'schen Richtungswinkeln  $\varnothing$ ,  $\theta$  bezüglich des Koordinatensystems ( $X$ ,  $Y$ ,  $Z$ ).

Transformation für Koordinaten zwischen den zwei Systemen ist:

$$x'' = x \cdot \cos \theta + y \cdot \cos \varnothing \cdot \sin \theta + z \cdot \sin \varnothing \cdot \sin \theta$$

$$y'' = -x \cdot \sin \theta + y \cdot \cos \varnothing \cdot \cos \theta + z \cdot \sin \varnothing \cdot \cos \theta$$

$$z'' = -y \cdot \sin \varnothing + z \cdot \cos \varnothing$$

Die Gleichung für den Zylinder wird im Koordinatensystem ( $X$ ,  $Y$ ,  $Z$ )

$$x^2 \cos^2 \theta + y^2 (\sin^2 \theta + \cos^2 \theta \cdot \sin^2 \theta) + z^2 (\cos^2 \theta + \sin^2 \theta \cdot \sin^2 \theta) + xy \cdot \sin 2\theta \cdot \cos \theta + xz \cdot \sin 2\theta \cdot \sin \theta - yz \cdot \sin 2\theta \cdot \cos^2 \theta - r^2 = 0$$

Diese ist die Gleichung für einen Zylinder, dessen Verlaufsrichtung durch die Winkel  $\vartheta$ ,  $\theta$  bestimmt ist. In der YZ-Ebene erscheint eine Ellipse, dargestellt durch:

$$y^2 (\sin^2 \theta + \cos^2 \theta \cdot \sin^2 \theta) + z^2 (\cos^2 \theta + \sin^2 \theta \cdot \sin^2 \theta) - yz \cdot \sin 2\theta \cdot \cos^2 \theta = r^2$$

Der Winkel  $\psi$  zwischen dieser Ellipse und der Y-Achse wird so bestimmt:

$$\tan 2\psi = \frac{\sin 2\theta \cdot \cos^2 \theta}{\cos^2 \theta + \sin^2 \theta \cdot \sin^2 \theta - \sin^2 \theta - \cos^2 \theta \cdot \sin^2 \theta} = \tan 2\theta$$

1) also  $\psi = \theta$

Von den Achsenschnittpunkten  $y_0$  und  $z_0$  hat man die folgenden Gleichungen:

$$\frac{r^2}{y_0^2} = \sin^2 \theta + \cos^2 \theta \cdot \sin^2 \theta$$

$$\frac{r^2}{z_0^2} = \cos^2 \theta + \sin^2 \theta \cdot \sin^2 \theta$$

und daraus kann man den Drehwinkel  $\theta$  errechnen:

2)  $\cos^2 \theta = 2 - r^2 (1/y_0^2 + 1/z_0^2)$

So hat man die zwei Richtungswinkel. Ein Fehler tritt in der Gleichung 2 auf; diese ist eine quadratische Gleichung und hat zwei gleichwertige Lösungen. Das bedeutet für jede Ellipse, die wir in unserem EM-Bild sehen, daß für den dazugehörigen Fortsatz jeweils zwei Verlaufsrichtungen möglich sind, die wahlweise spiegel- oder drehsymmetrisch zueinander stehen. Unsere Betrachtungen sind also auf die Hälfte einer Dreh- oder Spiegelsymmetrie, d.h. auf eine Viertelsphäre, beschränkt. Innerhalb dieser Viertelsphäre können wir nach einer Vorzugsrichtung suchen.

### Auswertung

Die EM-Bilder wurden, nach Orientierung gemäß den Übersichtsaufnahmen und der Schnittkante, auf eine semi-transparente Leinwand mit einer

Vergrößerung von knapp 50000 projiziert.

Für jedes gemessene Neuron wurden die folgenden Parameter bestimmt: Tiefe (d.h. Bezugspunkt), Ebene (sagittal oder frontal), Typ, Beteiligung an einer Synapse (keine, prä- oder postsynaptisch), Bündelung (ja oder nein), beide Achsenschnittpunkte, Winkel  $\emptyset$ , und Durchmesser. Die Einstufung nach Typ erfolgte subjektiv nach den folgenden Kriterien (Text-Abb. 5):

- Typ 1 - keine zytoplasmische Intrastruktur, unregelmäßiger Umfang (Astrocyten, Oligodendrocyten)
- Typ 2 - wenig Intrastruktur, Neurotubuli, Fibrillen (Dendriten?)
- Typ 3 - dichtere Intrastruktur, auch präsynaptische Bläschen (Axone und Kollateralen?)
- Typ 4 - äußerst dichte Intrastruktur
- Typ 5 - apikale Dendriten
- Typ 6 - myelinisierte Axone.

In dieser Einstufung liegt die dritte Annahme dieser Methode, nämlich, daß die Intrastruktur eines Fortsatzes über dessen Länge wesentlich gleich bleibt, und daß unterschiedliche zytologische Intrastrukturen zu verschiedenen Fortsätzen gehören. Die zweite Hälfte dieser Annahme ist die schwächste Stütze der Methode. Die Fortsätze der Gliazellen haben wenig Inhalt, aber auch unregelmäßige Konturen, so daß sie die Bedingungen für das Rechenverfahren nicht sehr gut erfüllen, was wiederum die Vertrauenswürdigkeit dieser Ergebnisse verringert. Zudem besitzen einige Fortsätze der Gliazellen die Innenstruktur der Klasse 2, was zu einer "falschen" Einstufung führt. Szentágothai (1975) behauptet, daß Fortsätze von Pyramidenzellen von denen der Sternzellen im Elektronenmikroskop nicht unterschieden werden können - was eine Beeinträchtigung nicht nur dieser Untersuchung sondern aller EM-Untersuchungen über corticale Strukturen ist. Dagegen zeigt die Arbeit von Palay und Chan-Palay (1974) im Kleinhirn, daß die Dendriten von verschiedenen Zelltypen relativ einheitlich der Klasse 2 angehören, daß aber die Axone voneinander recht unterschiedlich sind. Nach ihren Befunden würden die axonalen Fortsätze der Golgi- und Purkinjezellen zum Typ 3, aber die der Korbzellen und teilweise die der Körnerzellen eher zur Klasse 2 gehören. In der Großhirnrinde sind die Verhältnisse weniger gut geklärt. Es ist aber anzunehmen, daß Dendriten überwiegend in der



Text-Abb. 5. Beispiele der Neuronentypen. Die waagerechten Linien stehen parallel zur Hirnoberfläche. Siehe Text für die Erklärung der Klassen.

Klasse 2 und Axone vorwiegend in den Klassen 3 und 4 erfaßt sind. Die Grenzen zwischen einigen Klassen (1-2, 2-3) sind nicht scharf zu ziehen; gelegentlich blieb die Einstufung deshalb fraglich. Da wenige Eintragungen unter Typ 4 vorhanden waren, wurden Typen 3 und 4 zusammen verarbeitet.

Ein Computerprogramm berechnete die Verlaufsrichtungen. Da die Ultradünnschnitte vom Hirn nicht genau senkrecht zur Hirnoberfläche standen, wurde eine allgemeine Euler'sche Drehung ins Programm eingebaut und die Drehwinkel so angegeben, daß die durchschnittliche Verlaufsrichtung der apikalen Dendriten gleich mit der Z-Achse wurde. (Die Cartesischen Achsen wurden wie in Text-Abb. 1 dargestellt gewählt.) Die Ergebnisse, und zwar beide mögliche Lösungen, wurden auf eine Halbkugel projiziert. Die Halbkugel entspricht einer frontalen Ansicht des Cortex, d.h. ein Blick in die Halbkugel liegt in der Blickrichtung der Katze, also mit der -X-Achse nach vorne (siehe Text-Abb. 6). Wegen Rundungsfehlern sind die Werte, die nahe an der X-Achse  $(-1, 0, 0)$  oder Y-Achse  $(0, \pm 1, 0)$  liegen, jeweils in einem Punkte zusammengefallen.

## II.D. Ergebnisse

Zuerst einige Vorbemerkungen zu den Abbildungen. Sie sind alle im Anhang zusammengefaßt, aber aus Platzgründen können nur wenige Stichproben aus insgesamt einigen Hunderten hier vorgelegt werden.

Ein nach Schichten gegliederter "Katalog" der Ergebnisse soll zunächst aufgestellt werden; anschließend werden sie nach Typ zusammengefaßt und besprochen. Es muß hier besonders betont werden, daß diese Ergebnisse nur Verlaufsrichtungen von Nervenfortsätzen darstellen; dieses Verfahren kann, wie alle elektronenmikroskopischen Untersuchungen, keine Aussagen über die Länge der angeschnittenen Fortsätze machen.

Tabelle 1 zeigt die Verteilung der gemessenen Fortsätze nach Schicht und Typ; Tabelle 2 zeigt die Verteilung der Durchmesser.

NOTIZ: Wie die Abbildungen zu lesen sind. Sie stellen jeweils eine von drei Verteilungen dar: 1) die Verteilung in der sagittalen Ebene (EB = 1, auf der medialen Seite des Blocks) allein, allerdings so gedreht, daß die Blickrichtung wie bei den anderen nach vorne (in der -X-Richtung) liegt; 2) die Verteilung der in der frontalen Ebene (EB = 2) gemessenen Fortsätze; 3) die summierte Verteilung der Messungen in beiden Schnittebenen (EB = 3). Da die Verlaufsrichtungen als Vektoren in einer Halbkugel berechnet wurden, mußten sie für den Ausdruck auf eine Ebene, nämlich die des Papiers, projiziert werden. Dafür wurde eine orthographische Projektion gewählt. Sie wird dadurch gewonnen, daß die

Räumliche Verteilung der  
gemessenen Neuronen

| Bezugs-<br>punkt | Tiefe<br>( $\mu$ ) | Schicht | 1   | 2    | Neuronentyp<br>3,4 | 5  | 6   |
|------------------|--------------------|---------|-----|------|--------------------|----|-----|
| 1                | 120                | I       | 113 | 144  | 174                | 0  | 6   |
| 2                | 500                | III     | 469 | 872  | 769                | 7  | 35  |
| 3                | 675                | IVa,b   | 840 | 1214 | 954                | 4  | 155 |
| 4                | 840                | IVc     | 667 | 1411 | 978                | 14 | 250 |
| 5                | 1170               | V       | 696 | 2105 | 1709               | 33 | 203 |
| Total= 13822     |                    |         |     |      |                    |    |     |

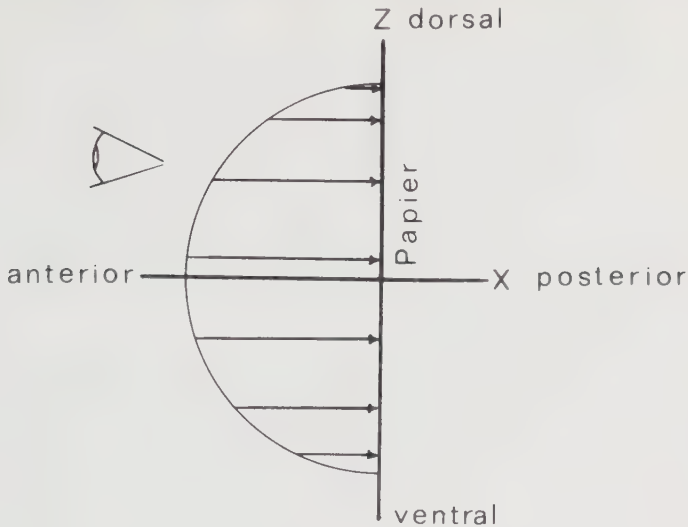
Tabelle 2

## Verteilung der Durchmesser

Durchmesser ( $\mu$ )

| Zelltyp | 0,1 | 0,2 | 0,3 | 0,4  | 0,5  | 0,6 | 0,7 | 0,8 | 0,9 | 1,0 | 1,1 | 1,2 | 1,3 | 1,4 | 1,5 | 1,6 | 1,7 | 1,8 | 1,9 | 2,0 | >2,0 |
|---------|-----|-----|-----|------|------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|
| 1       | 0   | 102 | 486 | 650  | 553  | 276 | 247 | 165 | 107 | 77  | 43  | 34  | 18  | 10  | 8   | 3   | 5   | 1   | 0   | 0   | 1    |
| 2       | 1   | 316 | 985 | 1374 | 1170 | 625 | 495 | 305 | 198 | 117 | 60  | 32  | 22  | 17  | 17  | 3   | 1   | 2   | 0   | 0   | 5    |
| 3,4     | 0   | 647 | 967 | 1219 | 886  | 423 | 222 | 107 | 55  | 22  | 14  | 13  | 6   | 0   | 2   | 1   | 0   | 1   | 0   | 0   | 0    |
| 5       | 0   | 0   | 0   | 0    | 0    | 3   | 3   | 4   | 1   | 7   | 3   | 5   | 6   | 3   | 3   | 1   | 3   | 4   | 1   | 1   | 11   |
| 6       | 0   | 1   | 2   | 2    | 22   | 60  | 104 | 110 | 83  | 78  | 56  | 53  | 28  | 13  | 14  | 6   | 5   | 3   | 2   | 2   | 5    |

X-Komponente gleich Null gesetzt wird (Text-Abb. 6). Aus der Halbkugel wird dann ein Kreis, dessen vertikale Achse die Z-Achse ist, und dessen



Text-Abb. 6. Eine orthographische Projektion von einer Halbkugel auf eine Ebene. Das "Auge" stellt die Blickrichtung der Katze dar.

horizontale Achse die Y-Achse ist. Man sieht auch, daß in dieser Projektion die Ränder geschrumpft sind. Man stelle sich vor, man stehe im Zentrum der Halbkugel, bzw. des Kreises, und schaue in sie hinein, dann schaut man in die Blickrichtung der Katze (Text-Abb. 6). Die Zahlen innerhalb des Kreises entsprechen möglichen Verlaufsrichtungen. Die Koordinaten unten bzw. links bezeichnen die Winkel auf der Y-Achse bzw. auf der Z-Achse. Um eine Richtung abzulesen, kann man z.B. den Abstand von der X-Achse, d.h. vom Kreuz, finden, dann den Abstand von der horizontalen Y-Achse. Zum Beispiel, Punkt x in Abb. 1A (im Anhang) vertritt eine Richtung, die einen Winkel von  $60^{\circ}$  mit der X-Achse, und einen Winkel von  $44^{\circ}$  mit der -Y-Achse macht. Weitere Beispiele, die auch in Abb. 1A gezeichnet sind: Alle Fortsätze, die bei  $+45^{\circ}$  relativ zur XZ-Ebene stehen, liegen auf dem großen Kreis, der durch  $+45^{\circ}$  auf der Y-Achse und durch die beiden Pole oben und unten verläuft; Fortsätze, die weniger als  $15^{\circ}$  von der X-Achse abweichen, sind innerhalb eines Kreises zu finden, dessen Zentrum am Kreuz liegt, und dessen

Radius  $15^\circ$  auf der Y- bzw. Z-Achse beträgt. Unter jeder Abbildung steht die Verteilung der Durchmesser der in der Abbildung erfaßten Neurone, als DM-MU gezeichnet, wobei die Reihe 0-3.8 den Durchmesser in Mikrometern angibt und die Reihe darunter die Verteilung. Außerdem sieht man die Verteilung der Winkel  $\emptyset$ , d.h. der Winkel zwischen den Hauptachsen der Ellipsen und der XY-Ebene, hier als MTHET gezeichnet und in Grad ( $-90^\circ$  bis  $90^\circ$ ) angegeben. Die letzte Zahl in dieser Reihe ist die Gesamtzahl von errechneten Verlaufsrichtungen auf dem Bild.

Die Zusammenfassungen (Text-Abb. 7-9) sind ebenfalls Projektionen von Halbkugeln. Sie unterscheiden sich von den anderen darin, daß sie flächentreue und nicht orthographische Projektionen sind. Außerdem handelt es sich um schematische Darstellungen, in denen die Vorzugsrichtungen verstärkt dargestellt sind.

Zuerst wurde eine Kontrolle vorgenommen; zufällige Ellipsen wurden von einem Zufallszahlengenerator erzeugt und durch das mathematische Verfahren verarbeitet. Man sieht an den Verteilungen von Durchmesser und Winkeln (Abb. 1A-C), daß sie relativ ungeordnet sind. An der gesamten Richtungsverteilung sieht man, daß die Methode Ergebnisse am Rande der Halbkugel verstärkt wichtet, und dafür um die -X-Achse (anteriore Richtung) ein Loch läßt, das hier wegen der nachträglichen Euler'schen Drehung ein wenig unterhalb der Achse liegt. Die Abweichung von einer gleichmäßigen Verteilung ist nicht so stark wie sie aussieht, da in der orthographischen Projektion von der Halbkugel eine Verdichtung am Rande entsteht. Nur in der frontalen Ebene ist sie deutlich; das beruht teilweise darauf, daß die Exzentrizität der "zufälligen" Ellipsen merkbar von 1 abweicht.

Die generelle Auswertung aller Messungen ergab eine allgemeine Vorzugsrichtung; sie entsteht durch Fortsätze, die eine latero-ventrale oder eine medio-dorsale Verlaufsrichtung haben; sie wird nach der normalen Quadranteneinteilung eines Kreises als die IV-II Richtung bezeichnet. Fortsätze, die in der Schnittebene an Synapsen beteiligt sind, werden als "PS-Fortsätze" beschrieben. Die antero-posteriore bzw. postero-anteriore Richtung wird X-Richtung genannt.

Bezugspunkt 1 (Schicht I):

Hier wurden insgesamt 437 Neuronen vermessen.

Typ 1: Diese zeigen eine leichte Tendenz zu einer Vorzugsrichtung,

die etwas unter der Waagerechten liegt; diese Richtung ist hier ausgeprägter als bei den übrigen Typen. In der tangentialen Ebene sind sie gleichmäßig verstreut.

Typ 2: Die Kleinen (Durchmesser  $\leq 0,8$   $\mu\text{m}$ ) weisen eine kaum merkbare Tendenz zu einem lateralen Verlauf auf (Abb. 2A-C). Diejenigen, welche die frontale Ebene durchstechen, verlaufen mehr waagerecht als die anderen. Von den Größeren gibt es nur sehr wenige, die aber etwas deutlicher waagerecht liegen.

Typ 3,4: Die Kleinen sind ziemlich gleichmäßig über die Halbkugel verstreut; der laterale Verlauf wird ein wenig bevorzugt. Die PS-Fortsätze liegen mehr in der X-Richtung, weisen aber in der vertikalen Ebene keine Vorzugsrichtung auf. Von den drei Großen liegen zwei waagerecht.

Typ 6: Von diesen gibt es nur sechs. Die Größeren (2) liegen sehr nah an der Y-Achse (also waagerecht, transversale Richtung), was zur Vermutung führt, daß sie kommissurale Fasern sein könnten, die von der Grenze zwischen den Areae 17 und 18 laufen (Szentágothai, 1973, S. 298). Die kleineren Fasern sind sehr verstreut.

#### Bezugspunkt 2 (Schicht III):

Hier wurden insgesamt 2152 Messungen vorgenommen.

Typ 1: Die Kleinen betonen einen senkrechten Verlauf; die Großen sind zufällig verstreut.

Typ 2: Die Kleinen sind ziemlich gleichmäßig verteilt, mit einer schwachen Betonung der Vertikalen (Abb. 3). Die Größeren sind insgesamt etwas gleichmäßiger verteilt als in den zwei einzelnen Ebenen (Abb. 4A-C). Diejenigen, welche die sagittale Ebene durchstoßen, weichen mindestens  $30^\circ$  davon ab; die meisten weichen jedoch mindestens  $60^\circ$  davon ab. Dagegen ist in der frontalen Ebene eine viel breitere Streuung von Richtungen zu sehen, aber da stehen auch etwa 50% der Fortsätze mindestens  $60^\circ$  schräg zur Ebene, was vermuten läßt, daß es zwei Populationen gibt, eine lateral verlaufende und eine in der X-Richtung. Das läßt sich durch die tangentialer Verteilung bestätigen, welche zeigt, daß die X- und Y-Richtungen bevorzugt werden. Die kleinen PS-Fortsätze stehen meistens innerhalb  $45^\circ$  von der frontalen Ebene und etwa  $30^\circ$  schräg zur vertikalen Achse (Abb. 5A-C).

Typ 3,4: Bei den Kleinen ist nichts Besonders in der vertikalen Ebene zu sehen; in der tangentialen Ansicht werden wieder die X- und Y-Richt-

ungen bevorzugt. Die Hälfte der Größeren liegt nah zur sagittalen Ebene; darin zeigen sie keine besondere Vorzugsrichtung; die andere Hälfte ist überall zerstreut. Die PS-Fortsätze, sowohl kleine als auch große, haben einen ähnlichen Verlauf.

Typ 5: Kleine und große apikale Dendriten stehen senkrecht zur Hirnoberfläche, was keine Überraschung ist.

Typ 6: Es gibt nicht wenige myelinisierten Axone in dieser Tiefe. Ein großer Anteil von den Größeren läuft ziemlich vertikal, vielleicht auf dem Wege zur Schicht I; die Kleineren dagegen liegen dicht an der frontalen Ebene und sind dort relativ breit verstreut. Die Verteilungen in den zwei Ebenen unterscheiden sich wenig, was auf die Existenz einer einzigen Population dieser Fasern hindeutet.

Bezugspunkt 3 (Schicht IVa,b):

Hier wurden insgesamt 3167 Neuronen vermessen.

Typ 1: In der sagittalen Ebene trifft man viele Fortsätze, die weniger als  $20^{\circ}$  von der frontalen Ebene absteigen; ein großer Anteil von diesen läuft etwa  $30^{\circ}$ - $70^{\circ}$  schräg zur Waagerechten. In der frontalen Ebene ist die Streuung breiter, mit einer kleinen Betonung auf der IV-II Richtung. Das Verhältnis von Kleinen zu Großen ist 6:1.

Typ 2: Von diesen stehen mehr als 900 Kleine nur 124 Großen gegenüber. Abgesehen von einer kaum merkbaren, fragwürdigen Gruppierung (nur in der frontalen Ebene sichtbar) um die bekannte IV-II Richtung, ist weder unter den Kleinen noch unter den Großen eine Ordnung zu finden (Abb. 6); die tangentialer Verteilung ist von einer zufälligen signifikant unterschiedlich, hebt aber keine bestimmte Vorzugsrichtung hervor. Die kleinen PS-Fortsätze liegen näher an den quadrantenhalbierenden Linien ( $+45^{\circ}$ ) als an den Achsen, im Gegensatz zu denen vom Bezugspunkt 2. Auch die größeren PS-Fortsätze laufen eher schräg zu den Achsen als parallel zu ihnen. Die gebündelten Fortsätze laufen sehr deutlich transversal, aber nicht waagerecht.

Typ 3,4: In der tangentialen Ansicht haben diese keine starke Vorzugsrichtung. Die Kleinen dieses Typs sind gleichmäßig verteilt, abgesehen von der in der frontalen Ebene sichtbaren IV-II Richtung (Abb. 7). Unter den wenigen Großen ist eine klare Betonung auf der IV-II Laufbahn, diesmal mit einer deutlichen waagerechten Komponente (Abb. 8A-B, vgl. auch die Befunde von Ramon-Moliner, 1961). Die größeren Fort-

sätze weichen in diesem Falle stark von der frontalen Ebene ab. Die PS-Fortsätze bevorzugen, wie beim Bezugspunkte 2, die X- und Y-Richtungen; in der vertikalen Ebene sind sie gleichmäßig verteilt. Auch die gebündelten Fortsätze (d.h. die kleinen, die zusammengefaßt durch die Spalten zwischen größeren verlaufen) scheinen die X-Richtung zu bevorzugen, aber hier sind die Messungen zu wenig zahlreich, um eine klare Aussage zu machen.

Typ 5: Hier sind wieder keine bemerkenswerten Abweichungen von der Senkrechten zu sehen.

Typ 6: Bei allen Größen von myelinisierten Axonen ist die allgemeine IV-II Verlaufsrichtung deutlich hervorgehoben (Abb. 9A-B). Ein großer Anteil der Kleineren liegt innerhalb  $20^{\circ}$  von der frontalen Ebene; tangential gesehen sind sie allerdings gleichmäßiger verteilt. Wenn man in Betracht zieht, daß dieser Bezugspunkt in der Schicht IVa,b liegt, sind diese Richtungen verständlich (vgl. Zeichnung von Szentágothai, 1973, S. 294); Fasern laufen vom Corpus geniculatum lateralis transversal in die Area 17 ein; in Schicht IVa,b verzweigen sie sich (und zwar mehr in der frontalen als in der sagittalen Ebene), oder sie laufen weiter zur Schicht III.

#### Bezugspunkt 4 (Schicht IVc):

Hier wurden insgesamt 3320 Messungen gemacht.

Typ 1: Etwa 500 kleinen Fortsätzen dieses Typs stehen nur 64 große gegenüber. Bei Kleinen und Großen ist eine schwache Betonung der vertikalen Richtung zu sehen; diese Betonung wird in Schicht V deutlicher und wird dort ausführlicher besprochen. Unter den Großen liegen knapp 40% innerhalb  $20^{\circ}$  von der frontalen Ebene.

Typ 2: Wie dicht die Packung in dieser Schicht ist, ist an dem Verhältnis von 1150 kleinen Fortsätzen dieses Typs zu nur 85 großen zu sehen (vgl. Bezugspunkt 3). Die Verteilung ist von der des Bezugspunktes 3 unterschiedlich, indem sie mehr zur Y-Richtung verschoben ist (Abb. 10A-C). Wie beim Typ 1 liegt ein beträchtlicher Teil (etwa 50%) der großen Fortsätze  $20^{\circ}$  oder weniger von der frontalen Ebene. Die PS-Fortsätze sind, im Gegensatz zu denen beim Bezugspunkte 3, in beiden Ebenen ungeordnet (Abb. 11A-B). Die Gebündelten scheinen sich an die Linien  $+45^{\circ}$  zu halten.

Typ 3,4: Die Dichte der Packung sieht man in den mehr als 800 kleinen

Fortsätzen gegenüber 33 großen bestätigt. Hier ist allgemein wieder keine Ordnung zu sehen (Abb. 12A-C); auch die tangential Verteilung ist relativ gleichmäßig. Das widerspricht den Befunden von Colonnier (1964), der gezeigt hat, daß die X-Richtung von Dendriten und Axonen (Typ 2-4) stark bevorzugt wird. Bei den kleinen PS-Fortsätzen sieht man in der frontalen Ebene eine vage Trennung in zwei Gruppen, wovon die eine mehr transversal und die andere mehr vertikal verläuft (Abb. 13). Die größeren PS-Fortsätze haben einen deutlicheren horizontalen Verlauf. Die Gebündelten scheinen die IV-II Richtung schwach hervorzuheben; in der sagittalen Ebene sieht man eine Trennung wie bei den kleinen PS-Fortsätzen.

Typ 5: Vierzehn von diesen wurden vermessen; sie sind weiter gestreut als diejenigen in den höheren Schichten.

Typ 6: Diese halten deutlich die allgemeine IV-II Verlaufsrichtung ein. Es gibt etwa die gleiche Anzahl von kleinen und von großen Fortsätzen; in ihren Verteilungen unterscheiden sie sich darin, daß die großen eine stärkere waagerechte Komponente als die kleinen haben und die kleinen daher eine klarere senkrechte Komponente haben (Abb. 14A-D). Die X-Richtung und besonders die Y-Richtung stechen klar hervor. Die Betonung auf dem waagerechten Verlauf - hauptsächlich in der sagittalen Ebene sichtbar - ist nicht so stark wie a priori von Golgi-Studien und den Gennari'schen Streifen zu erwarten wäre, obwohl viele Zeichnungen von Golgi-Präparaten zeigen, daß die Afferenzen hier nicht genau waagrecht verlaufen. Viele Afferenzen laufen durch Schicht IVc auf dem Wege zu höheren Schichten.

Bezugspunkt 5 (Schicht V):

Hier wurden insgesamt 4746 Neuronenfortsätze gemessen.

Typ 1: Ähnlich wie beim Bezugspunkt 4, aber etwas ausgeprägter ist der senkrechte Verlauf dieser Fortsätze (Abb. 15A-B). Das ist auf den ersten Blick schwer zu sehen; er drückt sich in den Winkelverteilungen (MTHET) deutlicher aus. Bei den Größeren ist auch eine vage Teilung in zwei Gruppen sichtbar, eine mehr vertikal verlaufend als die andere. In der tangentialen Ebene ist die X-Richtung hervorstechend, was auf den Verlauf der Kleinen zurückzuführen ist. Die vertikale Vorzugsrichtung würde sich erklären lassen, wenn die Dichte der Astrocyten und Oligodendrocyten mit der Tiefe in der Hirnrinde abnähme. Dann

würden ihre Fortsätze in den tieferen Schichten mehr senkrecht verlaufen, um Nährstoffe von oben liegenden Zellen nach unten zu führen. Ramon y Cajal (1911) entdeckte eine ähnliche Vorzugsrichtung bei den Gliazellen in Schicht I. Es wäre möglich, daß die Fortsätze hier aus ungeklärten Gründen mehr senkrecht stehen. Diese "Erklärung" steht mehr in Einklang mit den Befunden von Ramon-Moliner (1961), der gefunden hat, allerdings im Gyrus postcruciatu, daß die Anzahl von Oligodendrocyten von oben nach unten stark zunimmt.

Typ 2: Die 1825 kleinen und 88 großen Fortsätze deuten auf eine dichtere Packung dieses Zelltyps hier als beim Bezugspunkt 4 hin. Die Verteilung der Großen ähnelt der von Schicht IV sehr, aber die Kleinen legen eine starke Betonung auf die X-Richtung, was wieder mit den Befunden von Colonnier (1964) übereinstimmt. Die PS-Fortsätze haben einen ähnlichen Verlauf. Die Gebündelten laufen relativ vertikal.

Typ 3,4: Von diesem Typ besteht auch eine äußerst dichte Packung - 1543 kleine und nur 12 große Fortsätze. Die Kleinen zeigen, seitlich gesehen, keine Vorzugsrichtung, aber keine von den Großen, mit oder ohne Synapsen, verläuft senkrecht zur Oberfläche. Ein Teil von den letzteren sind sicherlich die Axonkollateralen, die in Schicht V entstehen und laut Golgi-Befunden (Szentágothai, 1973) eher eine horizontale als eine vertikale Ausbreitungsrichtung haben. In der tangentialen Ansicht ist ein Vorzug der X- sowie der Y-Richtung zu sehen. Eine vage Teilung in zwei Gruppen, wie beim Bezugspunkt 4, ist hier unter den kleinen PS-Fortsätzen in beiden Ebenen zu sehen (Abb. 16A-B). Die gebündelten Fortsätze zeigen eine schwache Betonung der IV-II Richtung und eine starke der X-Richtung.

Typ 5: Diese weisen die breiteste Streuung von allen apikalen Dendriten auf, was auch in der Arbeit von Tömböl (1975) zu sehen ist.

Typ 6: Hier gibt es zum ersten Mal mehr Große (121) als Kleine (67). Die Kleinen betonen deutlich die allgemeine IV-II Verlaufsrichtung, obwohl ihre tangential Streuung relativ breit ist (Abb. 17). Die Großen dagegen, obwohl sie noch die Senkrechte betonen, breiten sich zu einer flachen, um die sagittale Ebene symmetrischen Verteilung aus (Abb. 18); nur genau in der X-Richtung verlaufen keine. Die breite Streuung könnte darauf hindeuten, daß dieser Bezugspunkt auf der unteren Grenze der Gennari'schen Streifen liegt (hier kann nochmal Bezug auf

die Zeichnung von Szentágothai, 1973, S. 294, genommen werden).

Bezugspunkte 1-5, zusammengefaßt:

Typ 5: Die Abb. 19 ist nur als eine Kontrolle bedacht, um zu zeigen, daß dieses Verfahren Ergebnisse liefert, die mit bisherigen Befunden übereinstimmen. Sie zeigt auch, daß die berechneten Verlaufsrichtungen von den Messungen in den zwei Ebenen ähnliche Verteilungen bezüglich der jeweiligen Ebene aufweisen. Teilweise wegen der Projektion (d.h., weil die Blickrichtung immer frontal ist) sieht die Streuung von der sagittalen Ebene größer als die von der frontalen Ebene aus.

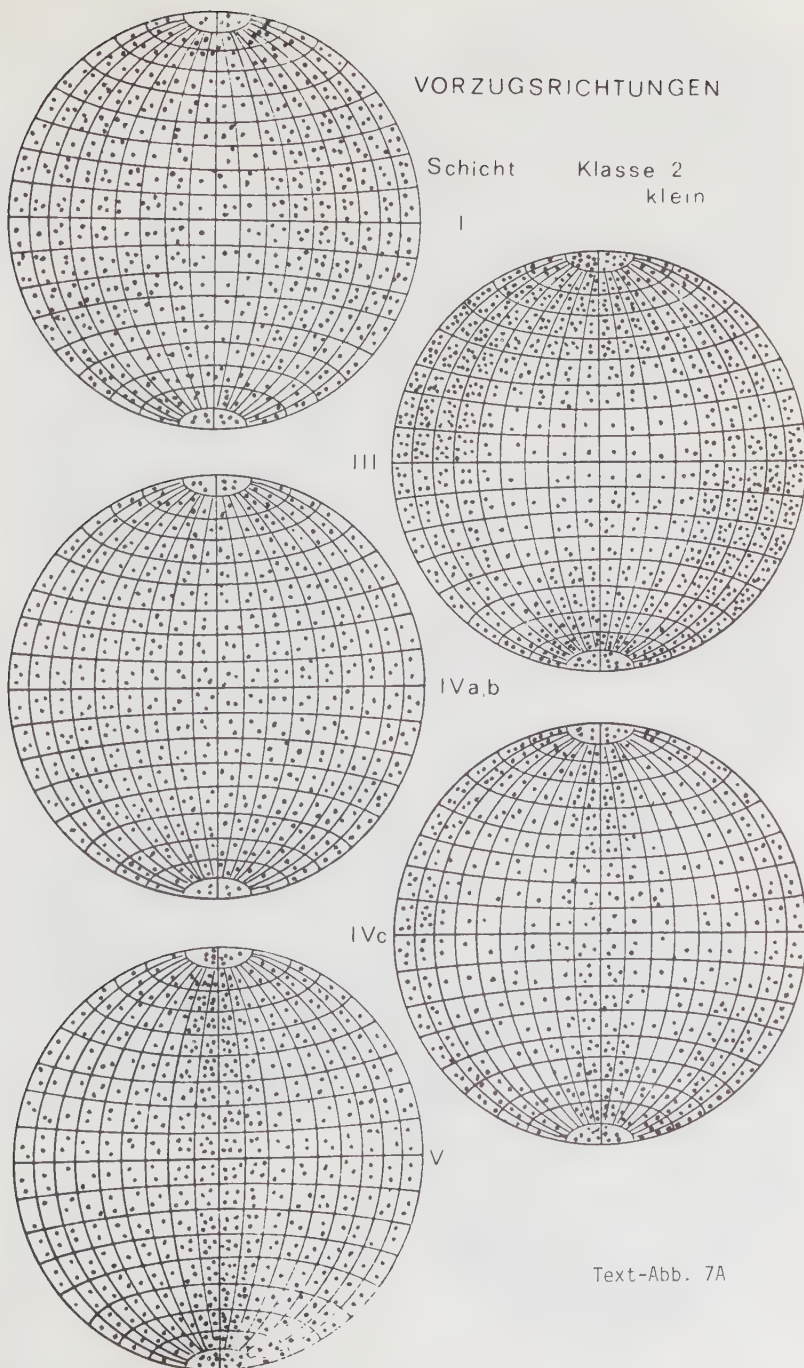
Zusammenfassung nach Typ:

Typ 1: In den oberen Schichten (Punkte 1-3) machen diese deutlich mehr als ein Fünftel aller Neurone aus; in den tieferen (Punkten 4-5) dagegen bilden sie höchstens ein Fünftel aller Neurone. In Schicht I verlaufen sie ziemlich waagerecht; beim Bezugspunkt 2 nehmen sie schon langsam eine senkrechte Verlaufsrichtung auf; beim Punkte 3 kommt dazu die Neigung zur frontalen Ebene. In den tieferen Schichten liegen die größeren Äste mehr vertikal, und die kleinen zweigen wieder in allen Richtungen ab.

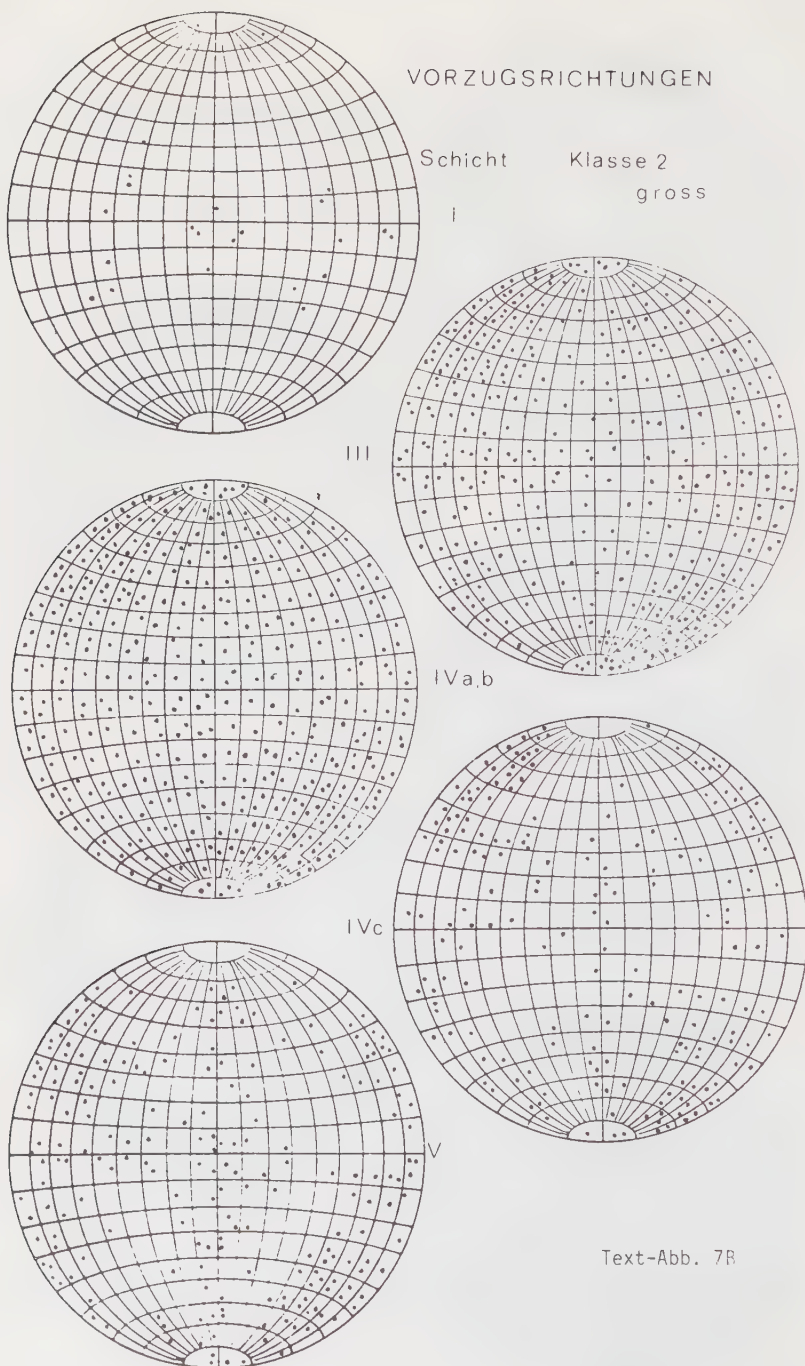
Typ 2: Der Anteil dieses Typs steigt von einem Drittel aller Neurone in Schicht I auf 2/5 in Schichten III und IVa,b und weiter bis auf 45% in Schicht V. Unter den Kleinen ist in Schicht I ein lateraler Verlauf und ein konsistenter aber sehr schwacher Vorzug der IV-II Richtung zu sehen (Text-Abb. 7A). Die Größeren liegen in Schicht I auch waagerecht; in Schichten III, IVc, und V bevorzugen sie die longitudinale und die transversale Richtung, obwohl die Betonung auf einem mehr vertikalen Verlauf bleibt (Text-Abb. 7B). Die kleinen PS-Fortsätze scheinen sich in Schicht IVa,b nach den  $\pm 45^\circ$  Linien zu ordnen, aber diese Ordnung verschwindet in Schicht IVc, wo die Fortsätze mehr waagerecht liegen und wird in Schicht V durch eine Einordnung auf der X-Achse ersetzt.

Typ 3,4: Das Zahlenverhältnis dieser Neuronenfortsätze zur Gesamtzahl ist 0,4 in Schicht I, nimmt bis 0,3 in Schicht IV ab, und steigt dann in Schicht V auf 0,36. Wenn diese tatsächlich die Axone und Kollateralen sind, würden diese Verhältnisse bedeuten, daß die Verzweigung in Schicht IV nicht so reichlich ist wie oberhalb und unterhalb dieser Schicht. Eine ziemlich gleichmäßige Verteilung ist unter

## VORZUGSRICHTUNGEN



## VORZUGSRICHTUNGEN



Text-Abb. 7B

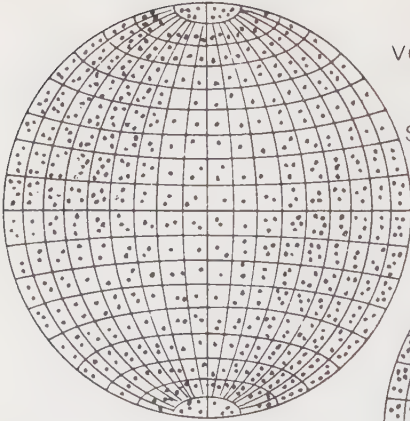
den kleinen Ästen zu sehen; sie zeigen eine schwache Bevorzugung der X- bzw. Y-Richtung in den Schichten I, III, und V und der IV-II Richtung in Schicht IVa,b (Text-Abb. 8A). Dagegen ist bei den Größeren eine andere Ordnung zu sehen (Text-Abb. 8B): beim Punkte 5 haben sie einen schwachen waagerechten Verlauf; in den Schichten IVa,b und III steigen sie mit der IV-II Richtung auf oder ab und breiten sich in der X-Richtung aus; in Schicht I verlaufen sie horizontal und transversal. Die kleinen PS-Fortsätze ziehen in den oberen Schichten (bei den Punkten 1-3) die X- und teilweise auch die Y-Richtung vor; in den Schichten IVc und V sind sie in zwei Gruppen geteilt - in diejenige, welche etwa transversal verlaufen, und andere, welche vertikal verlaufen. In Schicht IVa,b haben beide prä- und postsynaptische Strukturen ähnliche Verlaufsrichtungen (vgl. Typ 2 oben); in Schicht IVc stehen die präsynaptischen Fortsätze mehr senkrecht als die postsynaptischen. Die größeren PS-Fortsätze haben in den Schichten IVc und V einen transversalen und etwa horizontalen Verlauf.

Typ 5: Bei den apikalen Dendriten ist festzustellen, daß die kleineren sich etwas enger an die Vertikale als die größeren halten. Die Größeren zeigen in den tieferen Schichten erwartungsgemäß eine breitere Streuung als in den oberen.

Typ 6: In Schicht V gibt es wesentlich mehr große als kleine myelinisierte Axone, im übrigen sind sie in beiden Klassen etwa gleich verteilt. Die hauptsächliche Verlaufsrichtung ist die IV-II Richtung. Die kleineren Äste halten sich mehr an diese Richtung als die größeren (Text-Abb. 9A), aber in Schicht III halten sie sich nah an der frontalen Ebene und verstreuen sich breit innerhalb dieses Bereiches. In Schicht I zeigen sie keine Ordnung. Unter den Größeren ist schon in Schicht V eine starke waagerechte Komponente zu sehen (Text-Abb. 9B); sie wird in Schicht IVc stärker, in Schicht IVa,b wieder schwächer, und verschwindet in Schicht III, wo nur die vertikale Komponente übrig bleibt. In Schicht I liegen die großen Axone waagerecht.

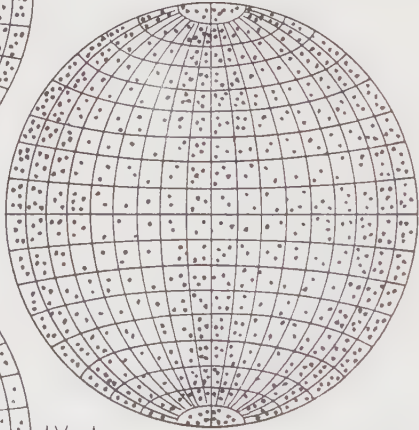
## VORZUGSRICHTUNGEN

Schicht

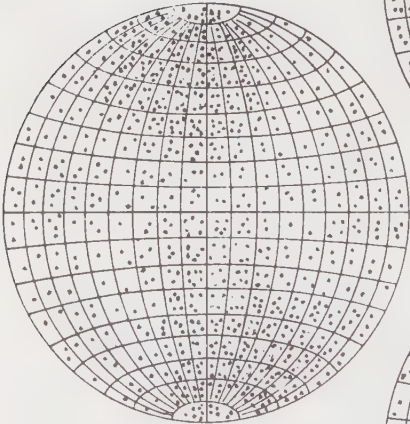
Klasse 3 4  
klein

I

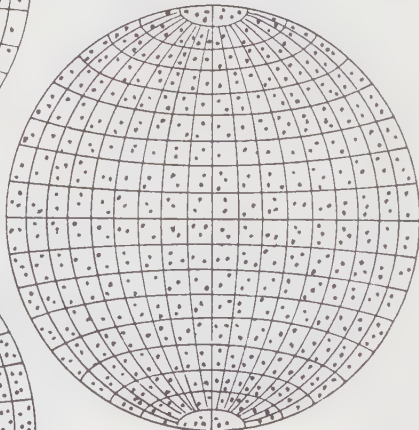
III



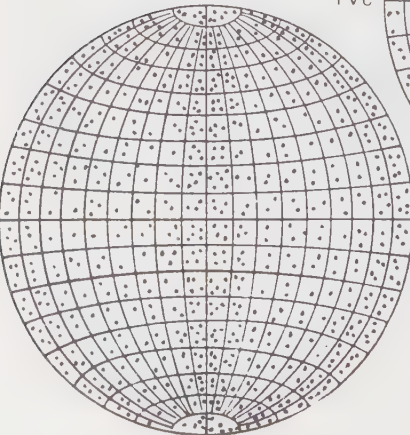
IVa,b



IVc



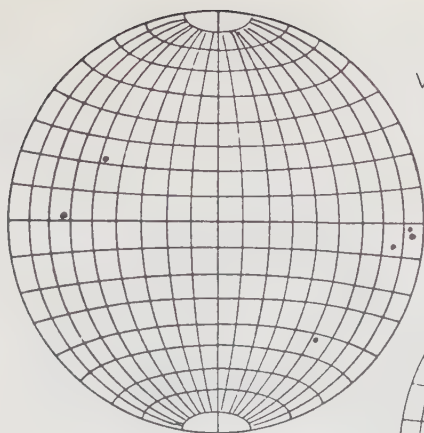
V



Text-Abb. 8A

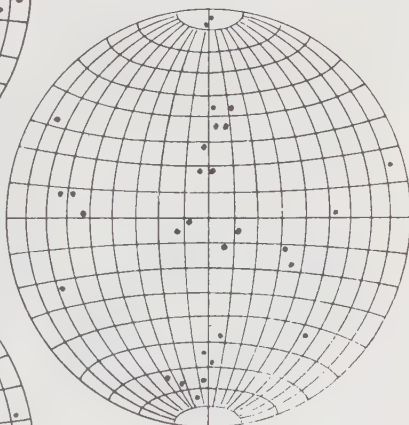
## VORZUGSRICHTUNGEN

Schicht

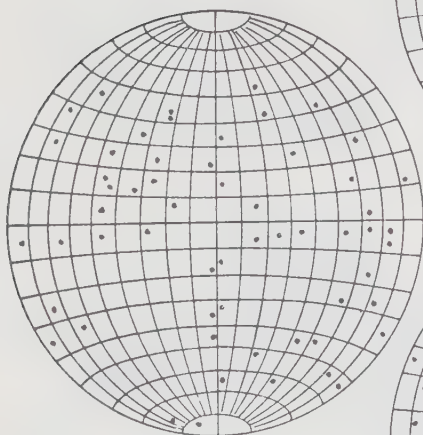
Klasse 3 4  
gross

I

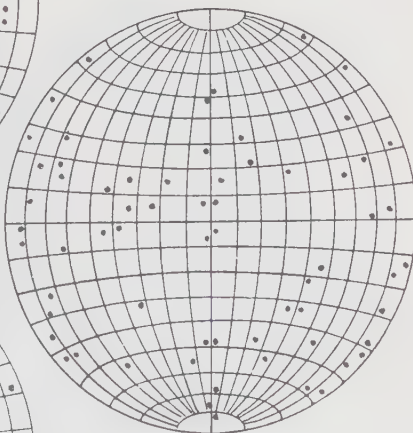
III



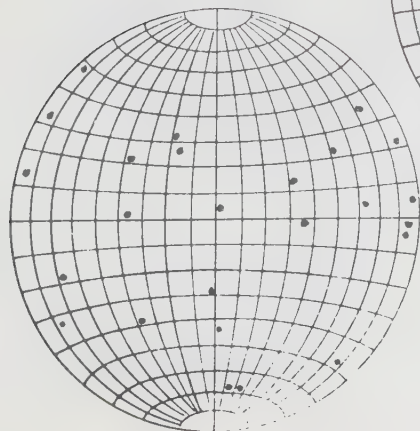
IVa,b



IVc



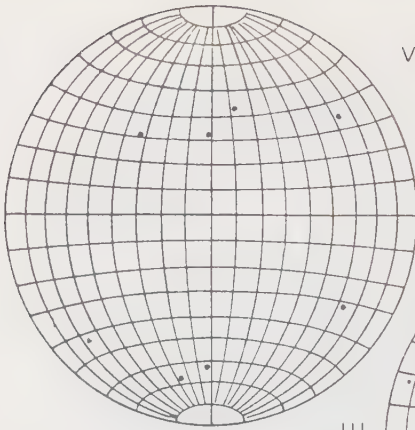
V



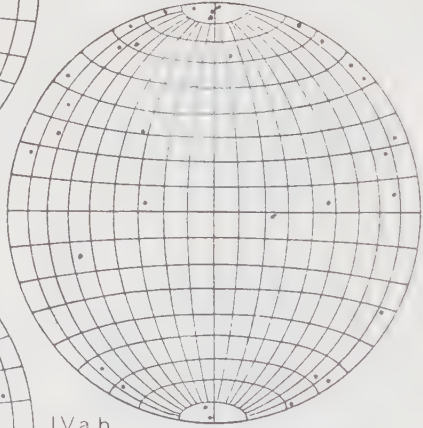
Text Abb. 8E

# VORZUGSRICHTUNGEN

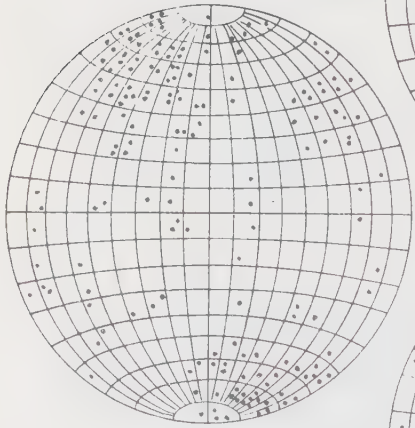
Schicht Klasse 6  
klein



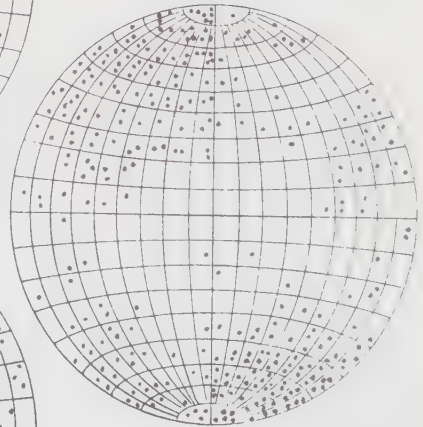
I



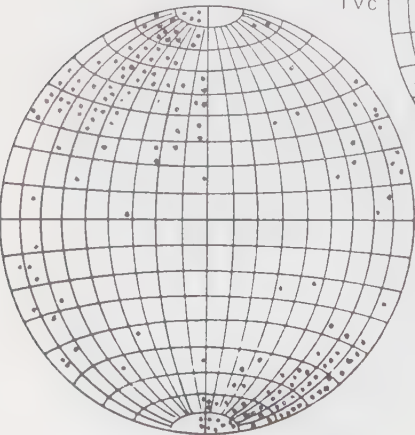
IVa,b



III



IVc

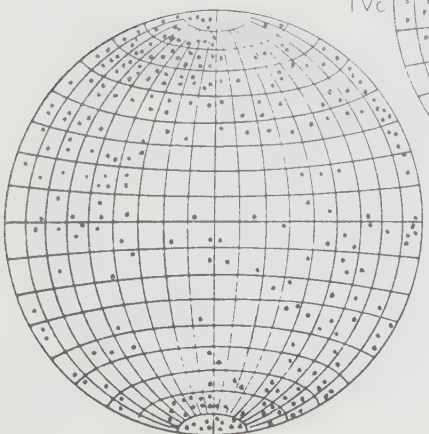
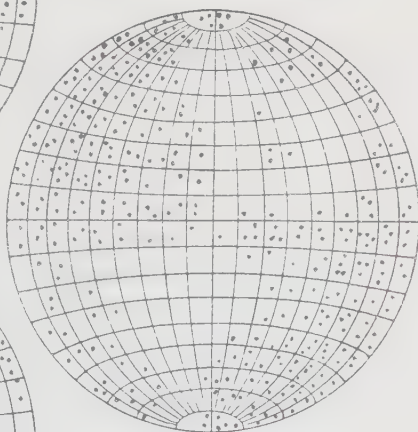
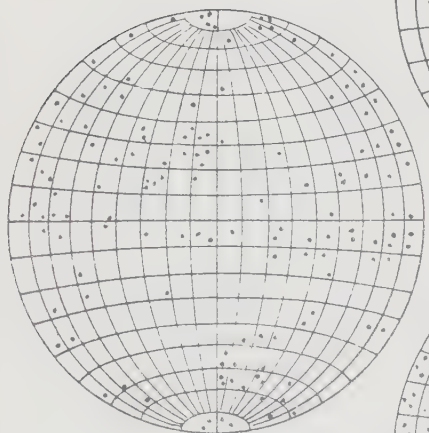
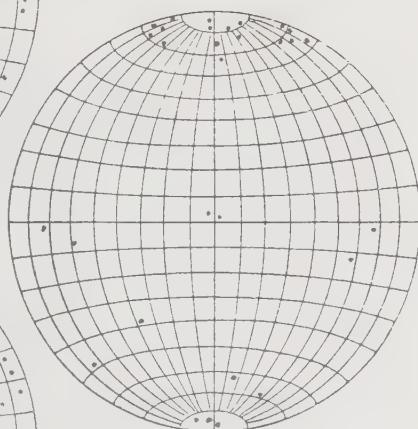
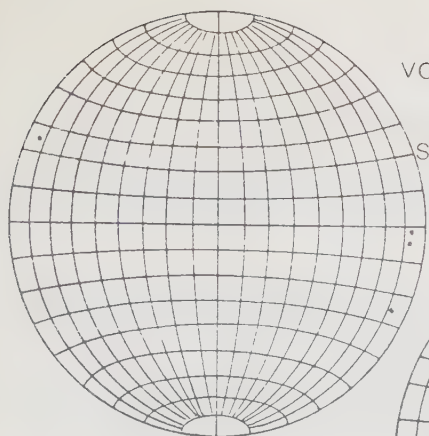


V

11-10-90

## VORZUGSRICHTUNGEN

Schicht Klasse 6  
gross



### III. Projekt 2 - Lichtmikroskopie an Golgi-Präparaten

#### III.A. Area 17 eines Affen

##### III.A.1. Vorbemerkung: Funktionelle topographische Organisation der Area 17

Die Area 17 des Affen liegt auf dem posterioren Operculum des Gehirns. Das Gesichtsfeld wird retinotopisch darauf projiziert, wie in Text-Abb. 10A dargestellt ist (Daniel und Whitteridge, 1961).

Die elektrophysiologischen Untersuchungen von Hubel und Wiesel (1968) haben gezeigt, daß die Area 17 des Rhesusaffen funktionell in zwei Sätzen von Säulen gegliedert ist. Der eine Satz besteht aus "ocular dominance columns," die nach den Eigenschaften der Zellen in Schicht IV genannt sind. Diese Zellen reagieren auf Signale von nur einem Auge, und alle Zellen, die einem bestimmten Auge "zugeordnet" werden können, bilden kontinuierliche, 400  $\mu\text{m}$  breite Streifen durch die ganze Area (vgl. Text-Abb. 10B). Die vertikale Zone, die alle Zellen oberhalb und unterhalb eines solchen Streifens auch beinhaltet, heißt eine "ocular dominance column." Auf beiden Seiten einer Säule des einen Auges liegen Säulen, die vom anderen Auge erreicht werden; so entsteht das Streifenmuster, das in Text-Abb. 10 abgebildet ist. Zellen, die außerhalb der Schicht IV liegen, werden binokular gesteuert, d.h., sie erhalten Signale von beiden Augen bzw. von benachbarten Streifen monokular gesteuerten Zellen (Hubel und Wiesel, 1972). Wie die Schaltung von den monokularen Zellen bzw. Regionen auf die binokularen erfolgt, ist noch nicht geklärt worden. Wenn Nervenfortsätze gezielt von den monokularen Regionen zu den binokularen in benachbarten "ocular dominance columns" verliefen, würden Vorzugsrichtungen erscheinen, die diesem Verlauf zwischen den Säulen entsprächen. Die Suche nach diesen Vorzugsrichtungen wird weiter unten dargestellt.

Einen zweiten Satz funktioneller Säulen stellen die "orientation columns" dar. Zellen, die überlappende Rezeptivfelder besitzen und auf dieselbe Orientierung eines Lichtreizes in gleicher Weise reagieren, liegen zusammen in einer "Säule," die eigentlich eine dünne (25-50  $\mu\text{m}$ ), vertikale Schicht bildet. Diese Schicht überbrückt mindestens zwei "ocular dominance columns." Wie die "orientation columns" zu den "ocular dominance columns" geometrisch stehen, ist noch nicht ganz geklärt.

Es ist wahrscheinlich, daß die "orientation columns" kontinuierlich ineinander übergehen, oder anders gesagt, daß in der Ebene tangential zur Hirnoberfläche die Richtungsempfindlichkeit der Neurone sich kontinuierlich ändert.

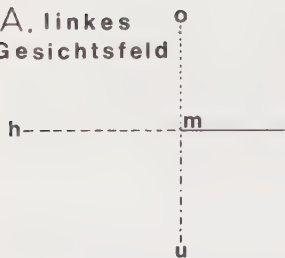
### III.A.2. Material und Methode

Die rechte Area 17 eines mit 10% Formol in Ringer-Lösung perfundierten Affen (*Macaca fascicularis*) wurde nach der Golgi-Rapid-Methode (Lund, 1973) behandelt und in relativ weiches Epon eingebettet. Etwa vierzig 100 µm Schnitte tangential zur Oberfläche des Operculums wurden hergestellt. Bei 80-facher Vergrößerung wurden von den ersten zwanzig Schnitten "Karten" auf Klarsichtfolie hergestellt, worauf alle imprägnierte Nervenfortsätze aufgezeichnet waren. Diese "Karten" wurden folgendermaßen erstellt: Die Okulare des Mikroskops wurden durch einen Bildschirm ersetzt; die Klarsichtfolie lag beim Zeichnen auf dem Bildschirm; wenn der Schnitt unter dem Objektiv weiter gerückt wurde, wurde die Klarsichtfolie entsprechend weiter verschoben. Diese Karten wurden anschließend über eine Karte der "ocular dominance columns" einer ähnlichen Affenart (*Macaca mulatta* - LeVay, Hubel, und Wiesel, 1975) gelegt und verglichen. (Die makroskopischen Strukturen der Area 17 sind bei beiden Affenarten beinahe identisch.)

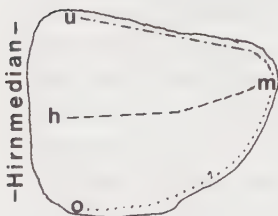
Drei Stellen wurden nun zur weiteren Auswertung herangezogen. Diese Stellen waren optimal imprägniert, und die "ocular dominance columns" verlaufen in diesen Gebieten parallel zueinander (Text-Abb. 10). Von diesen drei Stellen wurden mit einer Vergrößerung von 525x genauere "Karten" hergestellt. Auf diese Karten wurden mit Hilfe der Übersichtskarten und des Musters die jeweiligen Verlaufsrichtungen der "ocular dominance columns" aufgetragen. Die Länge jedes Nervenfortsatzes und der Winkel zwischen ihm und der Musterrichtung wurden gemessen (vgl. Text-Abb. 15, S. 39). Die Ausläufer, deren zugehörige Zellkörper auch im Schnitt lagen und die sicher identifiziert werden konnten, wurden von den übrigen getrennt eingetragen und in einer Liste zusammengefaßt. Die Längskomponenten parallel und senkrecht zu den "ocular dominance columns" wurden ebenfalls summiert.

Insgesamt 6383 Messungen wurden vorgenommen.

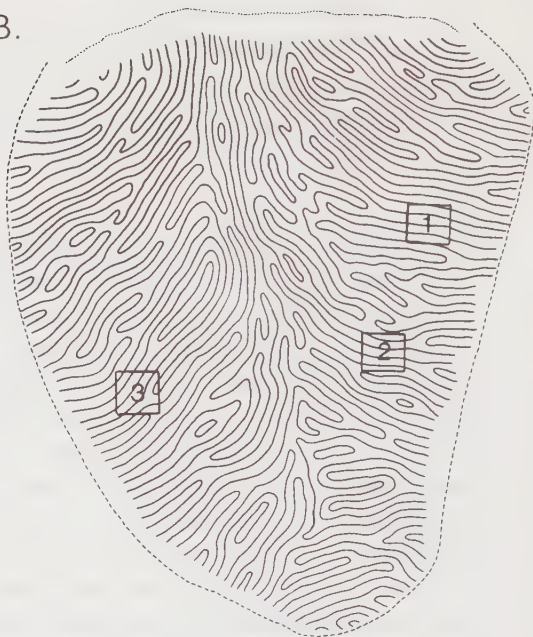
# A. linkes Gesichtsfeld



## rechte Area 17



# B.



Text-Abb. 10. A) Retinotopische Projektion des Gesichtsfeldes auf die Area 17. B) Verlauf der "ocular dominance columns" bei *Macaca mulatta* (LeVay et al, 1975). Die drei Gebiete, worin Messungen vorgenommen wurden, sind hier eingetragen (1-3).

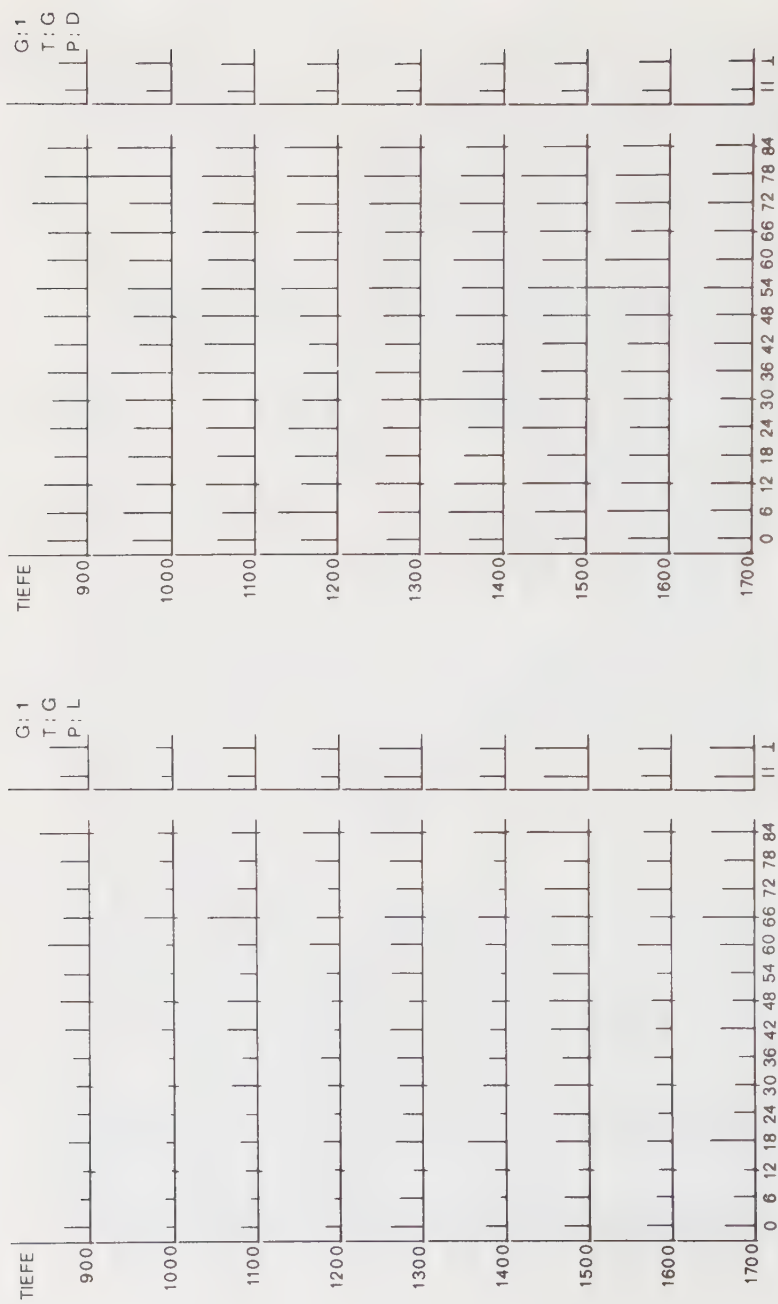
## III.A.3. Ergebnisse

Bei den Diagrammen ist folgendes zu berücksichtigen: Auf jeder Seite sind zwei Spalten angegeben. Die erste (P:L) gibt die Verteilung der gesamten gemessenen Längen, die zweite (P:D) die Verteilung der durchschnittlichen Längen an. Die Maßstäbe für die Längen-Diagramme sind nicht einheitlich aufgrund der großen Längenunterschiede. Der Maßstab in den Diagrammen der Durchschnittslängen ist jedoch einheitlich. Da die Ergebnisse für "zellverbundene" und für "nicht-zellverbundene" Fortsätze in allen Fällen sehr ähnlich sind, werden hier nur die Gesamtverteilungen (T:G) gezeigt.

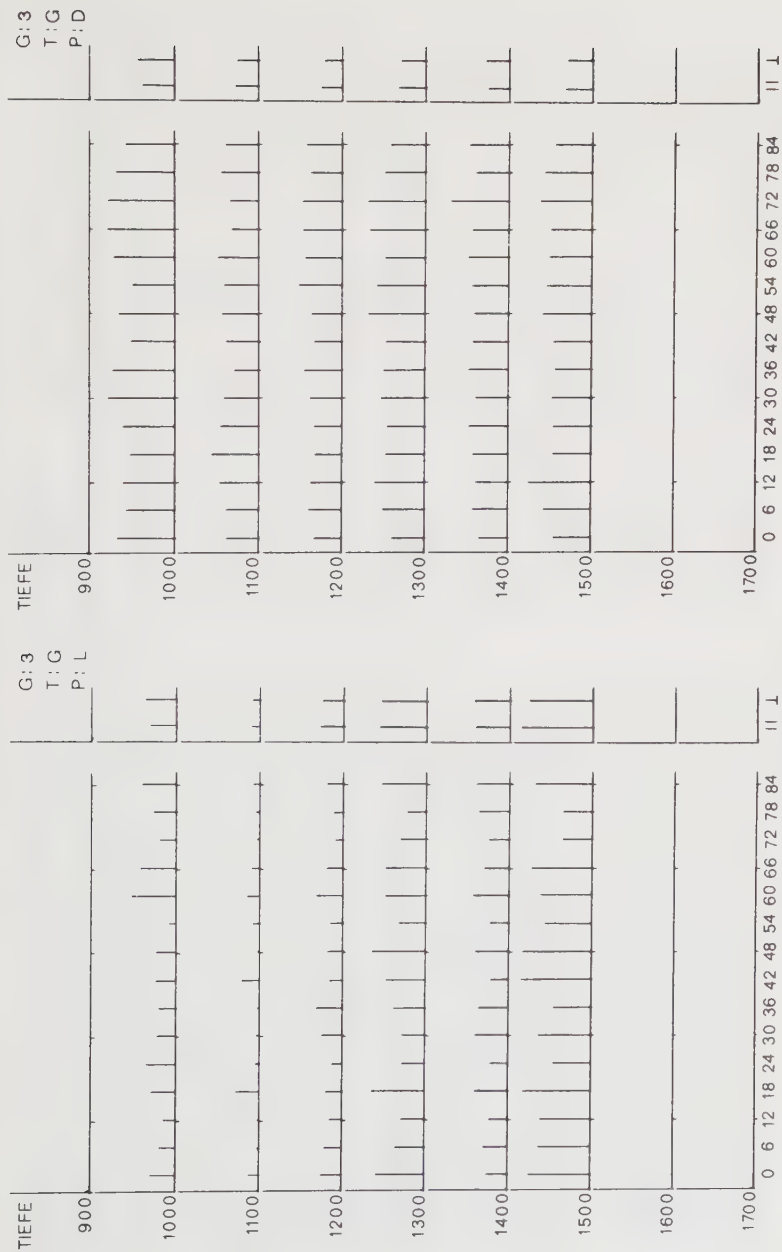
Eine ganz offensichtliche Vorzugsrichtung ergab sich zunächst nicht.

Obwohl man bei einzelnen Schichttiefen und in einzelnen Gebieten Vorzugsrichtungen in den Längen- bzw. Durchschnittslängendiagrammen erkennt (vgl. Text-Abb. 12), zeigt es sich, daß diese weder von Gebiet zu Gebiet noch von der einen Tiefe zur nächsten konsistent sind. Manche Verteilungen sind relativ flach (vgl. Text-Abb. 11). Die anhand der Zellkörper identifizierten Fortsätze weisen eine etwas größere Variation in den Längen bzw. Durchschnittslängen auf; sie ist aber nicht regelmäßig. Einen Befund kann man jedoch anhand der Diagramme erheben. Vergleicht man die parallelen und senkrechten Komponenten in den Diagrammen, so erkennt man, daß die senkrechte Komponente gegenüber der parallelen in beinahe allen aufgetragenen Tiefen im Gebiet 1 (Text-Abb. 11) etwas überwiegt. Dasselbe gilt für das Gebiet 2. Da die Verlaufsrichtungen der "ocular dominance columns" hier ungefähr der antero-posterioren Richtung entsprechen, kann man daraus ablesen, daß die transversale Richtung von den Fortsätzen etwas gegenüber der longitudinalen bevorzugt wird. Wenn man dazu das Gebiet 3 vergleicht, erkennt man, daß in den Tiefen 1100-1300  $\mu\text{m}$  (Schicht IV) das Verhältnis zwischen den parallelen und den senkrechten Komponenten umgekehrt ist (Text-Abb. 12). Die Vorzugsrichtungen und die "ocular dominance columns" haben also scheinbar keine regelmäßige Beziehung zueinander. Da die "ocular dominance columns" hier etwa  $50^\circ$  schräg zur Medianlinie verlaufen, steht die parallele Komponente hier der transversalen Richtung näher als der longitudinalen. Die Vermutung liegt nahe, daß eine Vorzugsrichtung nicht in Relation zu den "ocular dominance columns," sondern zur Medianebene bestehen könnte. Die Nervenfortsätze im Gebiet 3 wurden wieder vermessen, diesmal mit Bezug auf die Medianlinie, und die Ergebnisse in Text-Abb. 13 dargestellt. Sie bestätigen deutlich den Vorzug der transversalen Verlaufsrichtung. Diese letzten Ergebnisse stimmen mit denen von den Gebieten 1 und 2 überein. Die Hervorhebung dieser Richtung ist allerdings, wie auch der Vorzug bestimmter Richtungen in den EM-Ergebnissen, relativ schwach.

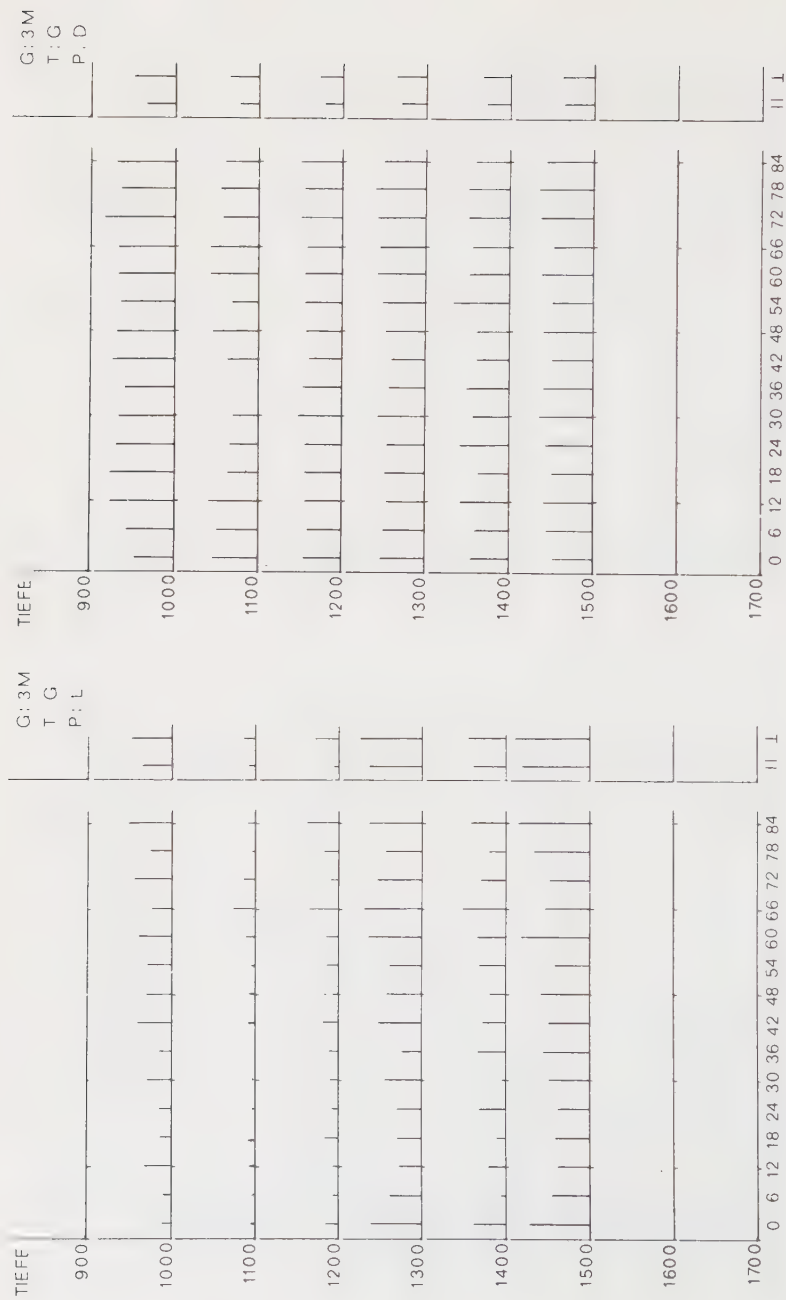
Die transversale Vorzugsrichtung, welche weder mit der retinotopischen Projektion des Gesichtsfeldes noch mit dem Verlauf der "ocular dominance columns" konsistent ist, welche aber in einem klaren einfachen Verhältnis zur bilateralen Hirnsymmetrie steht, scheint eher eine morphologische als eine funktionelle topographische Grundlage zu haben. Wenn die anatomische Hirnmorphologie die Grundlage wäre, erwartete man in anderen



Text-Abb. 11. Verteilung der Verlaufsrichtungen der gesamten Fortsätze in Gebiet 1. Die Tiefe unter der Oberfläche ist in Mikrometern angegeben. Der Winkel zwischen den Fortsätzen und dem Verlauf der "ocular dominance columns" ist unten in Grad angegeben. Die Anteile parallel ( $\parallel$ ) und senkrecht ( $\perp$ ) zu den "ocular dominance columns" sind auf der rechten Seite jedes Diagramm aufgetragen.



Text-Abb. 12. Die Verteilung der Verlaufsrichtungen der gesamten Fortsätze in dem Gebiet 3, bezüglich des Verlaufes der "ocular dominance columns."



Text-Abb. 13. Die Verteilung der Verlaufsrichtungen der gesamten Fortsätze im Gebiet 3, bezüglich der Medianebene des Hirns. Die Verlaufsrichtungen sind unten in Grad angegeben.

Hirngebieten Vorzugsrichtungen, die den schon gefundenen ähnelten.

Aufgrund dieser Vermutung wurde ein dritter Versuch vorgenommen, um zu sehen, ob in anderen Hirngebieten tatsächlich Vorzugsrichtungen vorhanden sind. Da kein Affenhirn zur Verfügung stand, mußte dieser Versuch an einer Katze vorgenommen werden.

### III.B. Area 4 und Frontalhirn der Katze

#### III.B.1. Vorbemerkung: Funktionelle topographische Organisation

Die Regionen (Brodmann Areae 4, 8, 12, 32), die an der medialen Wand des frontalen Gehirnteils liegen, sind funktionell und zytoarchitektonisch sehr verschieden.

Die Area 4 ist das primär motorische Projektionsfeld (Kappers et al, 1960, S. 1603). Dieses Areal hat einen Anteil auf der medialen Wand der Hirnhemisphäre, d.h. in der Fissura longitudinalis cerebri. Dieser Anteil weist eine somatotopische Gliederung auf. Wie in der Einleitung erwähnt, fand Marin-Padilla (1969) im menschlichen motorischen Cortex, daß die Axone der Korbzellen in der Richtung der longitudinalen Hirnachse orientiert sind.

Basal des medialen Anteil der Area 4 liegt die Area 32, die zum sekundären prälimbischen System zählt (Kappers et al, 1960, S. 1592). Ein Teil der Area 24, welche dem limbischen System zugerechnet wird, ist ebenfalls vertreten. Diese Areae erhalten topographisch geordnete Afferenzen vom Hippocampus durch die anterioren thalamischen Kerne und projizieren zurück zum Hippocampus (Brodal, 1969, S. 524). Reize im Gyrus cinguli führen zu "inhibition of spontaneous and cortically and reflexly induced movements and inhibition or acceleration of respiratory movements, autonomic responses from the cardiovascular and digestive systems, and emotional reactions in the form of 'arrest reaction,' 'attention' or 'arousal'" (Brodal, 1969, S. 662). Eine streng gegliederte, Punkt-zu-Punkt Projektion wie im visuellen System scheint es hier nicht zu geben.

Die Area 8, das Gebiet der frontalen Augenfelder und die Area 12, vermutlich auch bedeutsam für die Steuerung von Augenbewegungen, liegen weiter basal (Kappers et al, 1960, S. 1603). Die Schichtenbildung ist in der Area 12 wenig ausgeprägt; die Schicht IV ist sehr eng

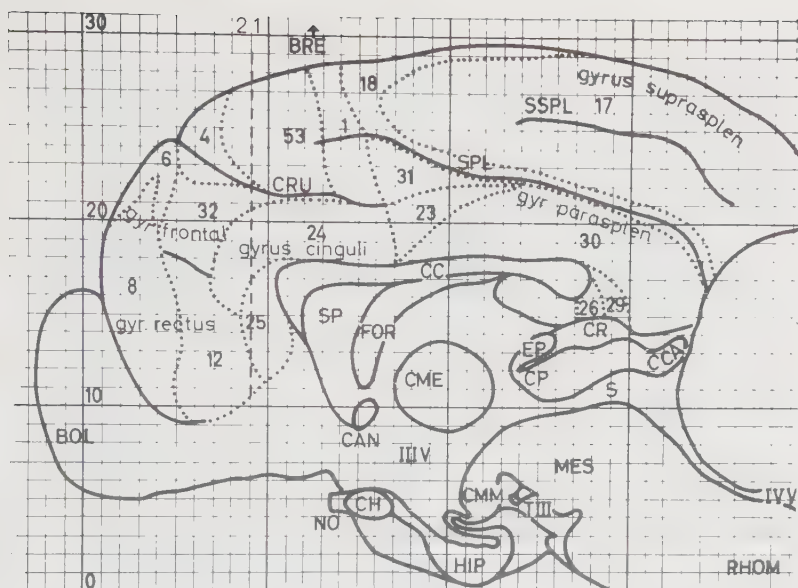
(Ackert, in Warren und Ackert, 1964). In der Area 8 gibt es große Pyramidenzellen in den Schichten III und V, sonst keine besondere Merkmale der Schichtenstruktur. Läsionen in diesen Gebieten verursachen keine Verhaltensänderungen bei Katzen; sie wirken vorwiegend auf die Fähigkeit, in Lernversuchen optische Muster zu unterscheiden (Warren et al, 1962). Robinson und Fuchs (1969) fanden in der Area 8 des Affen eine topographische Gliederung; Reizung von benachbarten Punkten führt zu ähnlichen Augenbewegungen. Diese Beobachtung, wenn sie auf die Katze übertragbar ist, läßt die Frage nach einer Bindung an Vorzugsrichtungen von intracorticalen Nervenfortsätzen wiederum entstehen.

### III.B.2. Material und Methode

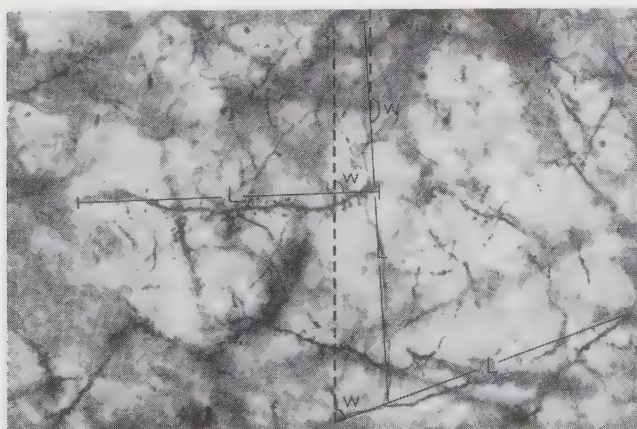
Die medialen Teile der Area 4 (links und rechts) und die Areas 8, 12, und 32 wurden aus dem Gehirn einer Katze entnommen, und zwar so, daß die frontale Schnittebene bei der Horsley-Clarke Koordinate +21 antero-posterior lag (Text-Abb. 14). Diese Schnittkante stellte die "transversale" Achse dieser Gebiete dar. Die Blöcke wurden nach der Golgi-Rapid-Methode imprägniert und wie die Area 17 des Affen tangential geschnitten.

Die Längen- und Winkelmessungen wurden direkt am Bildschirm eines Zeiss Ultraphot II Mikroskops, bei einer Vergrößerung von 456x, gemacht. Um subjektive Fehler auszuschließen, wurden die Schnitte nicht im Mikroskop orientiert, sondern die Winkel wurden auf eine senkrechte Linie am Bildschirm bezogen. Text-Abb. 15 zeigt Beispiele der Messungen. Am Ende aller Messungen wurde der Winkel zwischen dieser Linie und der hinteren Schnittkante gemessen und zu den anderen als Korrekturfaktor addiert. So ergeben sich die Winkel bezüglich der Hirnachsen. Die Fortsätze wurden als "dünne" oder "dicke" klassifiziert. Die Dünnen beinhalten vorwiegend die Axone und ihre Kollateralen, die Dicken dagegen die Dendriten.

Die folgenden Berechnungen wurden für jeden einzelnen Schnitt und für jedes Gebiet (d.h. die Summe der Schnitte) gemacht. Die Häufigkeitsverteilungen der Anzahl der Fortsätze und die Verteilungen der Gesamtlänge und Teillänge der Fortsätze wurden nach den Winkeln berechnet und in



Text-Abb. 14. Mediale Ansicht des Katzenhirns (Reinoso-Suárez, 1961).  
Die posteriore Schnittkante lag bei +21 antero-posterior.



Text-Abb. 15. Beispiele der Längen- und Winkelmessungen. Durch Durchfokussierung wurde die volle Ausbreitung eines Fortsatzes herausgefunden.

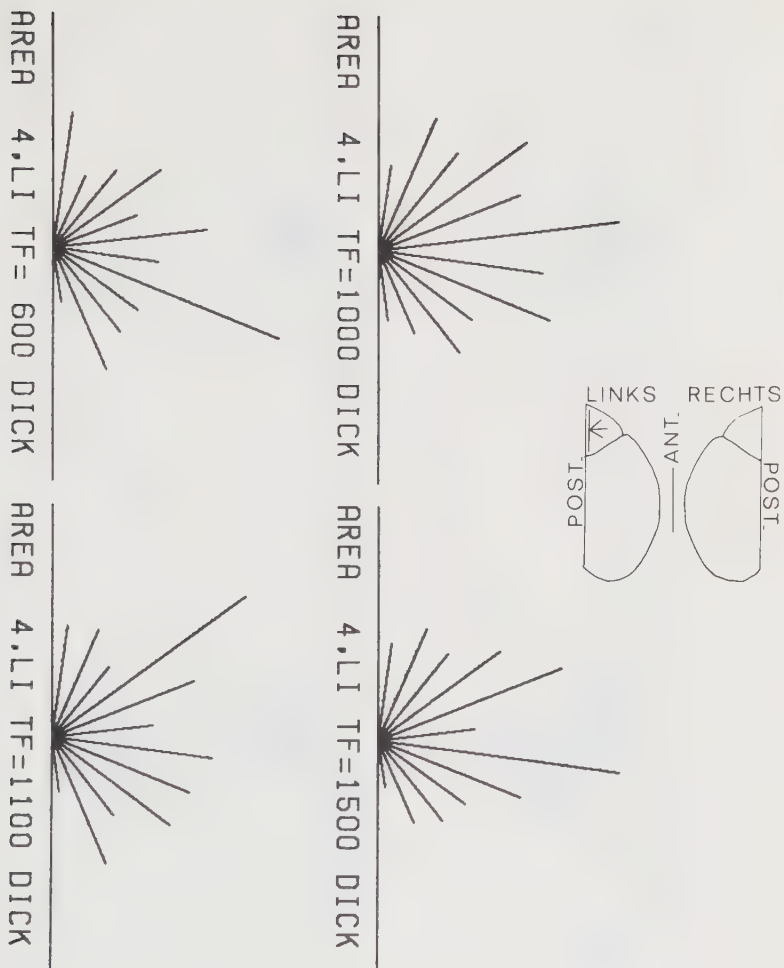
einer Liste für die Klassen "dünn," "dick" und "gesamt" erfaßt. Dazu wurden die Anteile parallel und senkrecht zur longitudinalen Hirnachse und der Chi-Quadrat-Wert für die Häufigkeitsverteilung berechnet. Die Verteilungen der Gesamtlängen wurden vom Computer normiert und graphisch dargestellt (Text-Abb. 16-20).

In der linken Area 4 wurden insgesamt 3681 Messungen vorgenommen, im linken Frontalhirn 3680, in der rechten Area 4 1105, und im rechten Frontalhirn 1104.

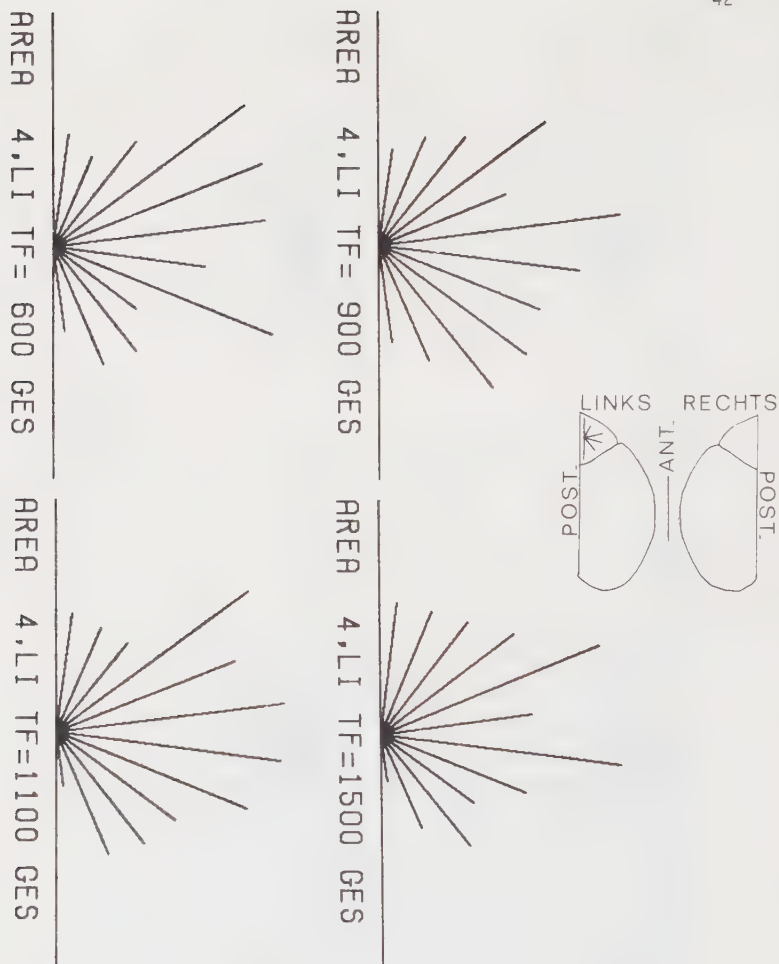
### III.B.3. Ergebnisse

Die Hauptrichtung der dünnen Fortsätze in der linken Area 4 ist von Schnitt zu Schnitt unterschiedlich, was auch für die dicken Fortsätze der Fall ist (Text-Abb. 16). Dies erscheint aus statistischen und physiologischen Gründen verständlich. Denn erstens beträgt die Anzahl der Messungen in jeder Klasse nur ein paar Hundert in jedem Schnitt, und zweitens haben die Fortsätze - sowohl Dendriten als auch Axone - unterschiedliche Funktionen und Ziele in den verschiedenen Schichten. Bei den dünneren bleiben die Hauptrichtungen innerhalb des Bereiches  $45^{\circ}$ - $135^{\circ}$  bezüglich der transversalen Achse dieser Gebiete; dagegen ist die Streuung der Hauptrichtungen bei den größeren Fortsätzen (Dendriten) etwas breiter. Die Verteilungen der dünnen und der dicken Fortsätze in jedem Schnitt stimmen selten überein; denn die Axone und Dendriten müssen unterschiedliche Verlaufsrichtungen haben, um Anschlüsse und dadurch ein Schaltnetz zu bilden. Die Gesamtverteilungen haben eine geringere Streuung als die einzelnen (Text-Abb. 17). Sieben der zehn Gesamthäufigkeitsverteilungen sind nach dem  $\chi^2$ -Test signifikant nicht-zufällig ( $P < 0,01$ ). Auch bleibt der gesamte Anteil parallel zur longitudinalen Hirnachse ziemlich konstant - er variiert im ganzen Gebiet nur zwischen 0,54 und 0,58 (Durchschnitt 0,56).

Die Verteilungen in den drei ausgewerteten Schnitten der rechten Area 4 sehen ähnlich aus (Text-Abb. 18). Nur eine ist jedoch signifikant nicht-zufällig ( $P < 0,001$ ). Wieder sind sie für die verschiedenen Tiefen ziemlich unterschiedlich. Die Streuung der Hauptverlaufsrichtungen der Dendriten und der Axone ist breiter als in der

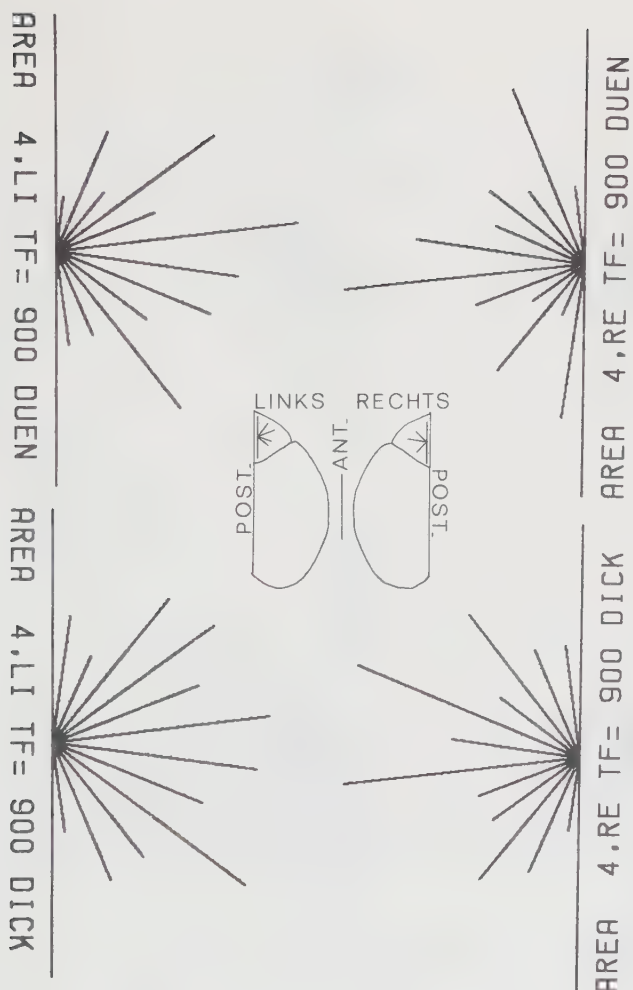


Text-Abb. 16. Repräsentative Winkelverteilungen der Gesamtlängen der dickeren Fortsätze in der linken Area 4. Die Lage und Orientierung dieser Verteilungen im Gehirn sind im kleinen, der Text-Abb. 14 entnommenen Diagramm rechts angegeben. LI - links; TF - Tiefe in Mikrometern.



Text-Abb. 17. Winkelverteilungen der Längen der gesamten Fortsätze in der linken Area 4.

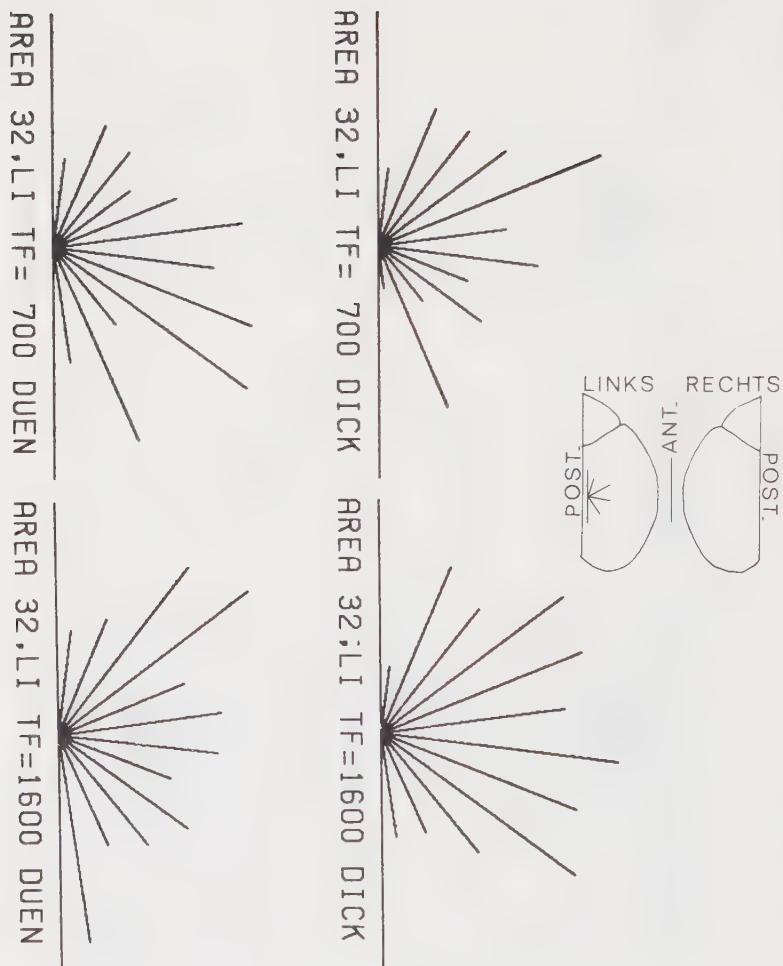
linken Area 4; jedoch liegen die Hauptrichtungen der gesamten Fortsätze wieder etwas enger zusammen als die einzelnen. Hier variiert die longitudinale Komponente nur zwischen 0,53 und 0,54; sie hat einen Durchschnittswert von fast 0,54, was, obwohl niedriger als derjenige der linken Area 4, jedoch merklich höher ist als diejenigen der Mess-



Text-Abb. 18. Vergleich der Verlaufsrichtungen bei einer Tiefe von 900  $\mu\text{m}$  in der linken (LI) und rechten (RE) Area 4. DUEN - die dünneren Fortsätze; DICK - die dickeren.

ungen im Frontalhirn.

Die Messungen im Frontalhirn, die drei verschiedene Areae umfassen, weisen eine breitere Streuung auf als diejenigen der Areae 4. Im linken Frontalhirn sind die Hauptverlaufsrichtungen der gesamten



Text-Abb. 19. Verteilungen der Verlaufsrichtungen der dünnen und der dicken Fortsätze bei zwei Tiefen im linken Frontalhirn. Die Streuung ist breiter als in der Area 4.

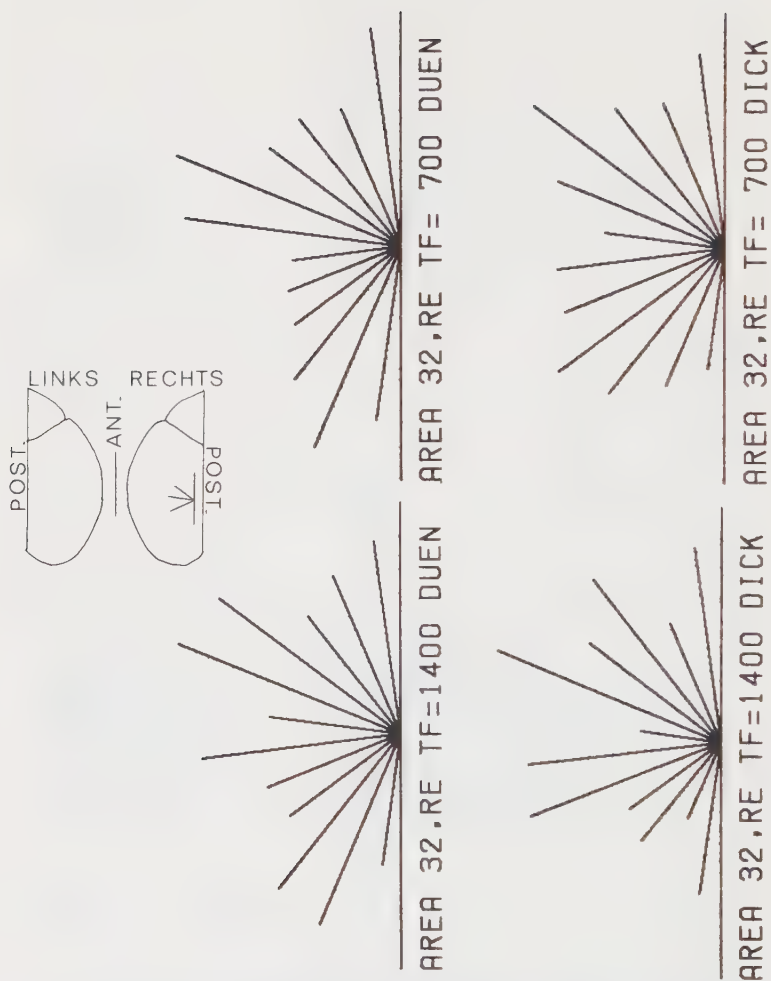
Fortsätze ebenso breit gestreut wie die der getrennten Dendriten und Axone, und sie sind von Schnitt zu Schnitt z.T. sehr unterschiedlich. Dennoch ist bei den meisten Tiefen eine Bevorzugung der longitudinalen Richtung oder einer etwa  $45^{\circ}$  schräg dazu zu sehen (Text-Abb. 19). Auch

bleiben hier die longitudinale und dorso-ventrale Komponenten ziemlich konstant - die ersten haben Werte zwischen 0,51 und 0,54 und einen Durchschnittswert von 0,525. Nur drei der Häufigkeitsverteilungen für die einzelnen Schnitte sind signifikant nicht-zufällig ( $P < 0,05$ ), aber die Häufigkeitsverteilung im ganzen Gebiet ist deutlich nicht zufällig ( $P < 0,001$ ), und zwar dank der dicken Fortsätze ( $P < 0,001$ ). Man kann zusammenfassend feststellen, daß die longitudinale Richtung bevorzugt wird, deutlicher von den Dendriten als von den Axonen.

Das einzige Gebiet, welches keine allgemeine Bevorzugung der longitudinalen Richtung aufweist, ist das rechte Frontalhirn. Keine von den Häufigkeitsverteilungen in den drei ausgewerteten Schnitten ist von einer zufälligen Verteilung signifikant unterschiedlich. Die Längenverteilungen scheinen bei einer näheren Betrachtung manchmal zweipolig zu sein, mit Betonung sowohl der longitudinalen als auch der dorso-ventralen Richtung (Text-Abb. 20). In Übereinstimmung damit sind die Richtungsanteile hier fast gleich; der longitudinale ist 0,492, der dorso-ventrale 0,508. Es könnte sein, daß, da dieses Gebiet drei verschiedene Areas umfasst, die Vorzugsrichtungen in jeder einzelnen Area von denen der übrigen zwei gerade verdeckt werden. Diese Möglichkeit scheint jedoch unwahrscheinlich.

Wegen der kleinen Anzahl von Messungen in jedem Schnitt (368, in dicke und dünne unterteilt), sind die einzelnen Häufigkeitsverteilungen der dünnen oder dicken Fortsätze selten von einer zufälligen signifikant unterschiedlich. Die Gesamtverteilungen der einzelnen Schnitte sind häufiger signifikant nicht-zufällig, und die über ein ganzes Gebiet zusammengefaßten Verteilungen sind es meistens.

In der primären motorischen Area 4 wird eindeutig und allein die longitudinale Richtung von den Dendriten und Axonen bevorzugt. Im Frontalhirn dagegen sieht man verschiedene Tendenzen für Vorzugsrichtungen. Aber auch dort wird die longitudinale Richtung im Großen und Ganzen bevorzugt.



Text-Abb. 20. Winkelverteilungen der Verlaufsrichtungen bei zwei Tiefen im rechten Frontalhirn. Die Verteilungen scheinen manchmal zweipolig zu sein, mit Betonungen auf der dorso-ventralen Richtung und auf einer, die wenig über der longitudinalen Achse liegt.

#### IV. Diskussion

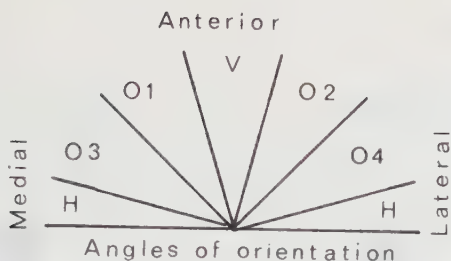
Die hier aufgeführten Messungen und ihre statistische Bearbeitung sind ein Versuch, einen Überblick über eine sehr ausgedehnte und kompakte Struktur, die Großhirnrinde, insbesondere die Sehrinde, zu verschaffen. Die Verschiedenheit der Ausbreitung der Zellfortsätze in der Rinde ruft auf den ersten Blick Verwirrung hervor. In einer Statistik wird die Verschiedenheit der einzelnen Zellen und die Vielfalt der Zellformen außer Acht gelassen. Die Zellen der Rinde wurden hier auf einen großen gemeinsamen Nenner reduziert, in diesem Fall die Verlaufsrichtungen der Zellfortsätze. Nach Vornahme dieser Vereinfachung kann man fragen, ob in der Vielfalt doch eine Ordnung erkennbar ist. Die hier vorgenommene Vereinfachung ist nicht die einzig denkbare. Mit gleichem Recht kann man die Fortsätze unberücksichtigt lassen und nur die Zellkörper studieren, wie es in der klassischen Neuroanatomie mit Hilfe der Nissl Präparate in der Tat geschehen ist. Diese Vereinfachung war sehr erfolgreich in der Aufdeckung der Schichtenstruktur der Großhirnrinde.

Die Fortsätze sind aber die Träger der spezifischen Funktionen der Sehrinde bzw. der Großhirnrinde ganz allgemein. Sie leiten die elektrischen Signale; über ihre Synapsen werden die Signale aufgenommen und weitergegeben. Jede Zelle hat zwar ein individuelles elektrophysiologisches Verhalten, erscheint aber nie allein. Dort, wo eine Zelle mit einem bestimmten rezeptiven Feld oder mit einer bestimmten Empfindlichkeit (bezüglich Reizorientierung, Bevorzugung eines der zwei Augen, u.s.w.) liegt, treten in der unmittelbaren Umgebung weitere Zellen auf, die die gleichen Eigenschaften haben und die zusammengefaßt daher eine Zellpopulation bilden. Zellen ähnlicher Eigenschaften sind in vertikalen "Säulen" übereinander gelagert, was dem stark ausgeprägten vertikalen Aufbau der Sehrinde entspricht. In der tangentialen Ebene der Sehrinde ändern sich die elektrophysiologischen Eigenschaften kontinuierlich oder in meist kleinen Schritten von einer Population von Zellen bzw. von einer Säule zur nächsten.

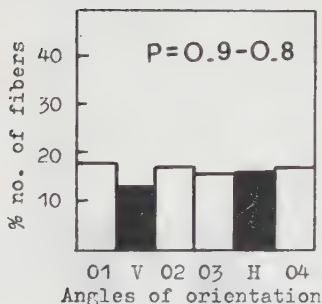
Wie kommt diese funktionelle topographische Organisation, diese Gruppierung von Säulen, zustande? Die Zellkörper können dafür nicht verantwortlich gemacht werden, da die Informationsleitung und Verarbeitung vorwiegend an die Fortsätze gebunden ist. Es stellt sich daher die Frage, ob eine Korrelation zwischen der Morphologie, z.B.

der Anordnung der Fortsätze, Gruppierung von Synapsen u.s.w., und der funktionellen topographischen Organisation besteht. Es sind zumindest zwei prinzipielle Möglichkeiten der Entwicklung einer funktionellen topographischen Organisation der Großhirnrinde denkbar. Erstens, die Anordnung der Fortsätze ist zufällig, und die funktionelle Gliederung wird bestimmt durch die Wirksamkeit verschiedener Synapsen; oder zweitens, ein morphologisches räumliches Muster ist vorgegeben und wirkt bestimmend auf die Bildung von funktionellen Anschlüssen. Außerdem könnten beide Möglichkeiten kombiniert sein. Eine statistische Erfassung der Verlaufsrichtungen der intracorticalen Nervenfortsätze könnte Hinweise auf die Beziehung der Morphologie zum funktionellen topographischen Aufbau des Cortex geben.

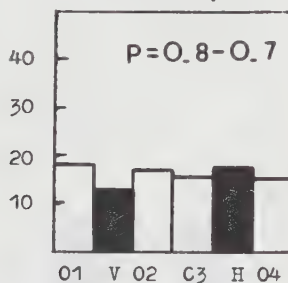
Die ersten Untersuchungen, in denen versucht wurde, aus quantitativen Messungen diese Beziehung ausfindig zu machen, stammen von Colonnier (1964). In tangentialen Schnitten von der medialen Wand der Area 17 der Katze beobachtete er, daß die Dendritenbäume von Sternzellen elliptisch aussehen und daß deren Hauptachsen in der longitudinalen Richtung liegen. Weiterhin hat er mit Hilfe von Silber-Imprägnationsmethoden, die spezifisch für Dendriten bzw. Axone sein sollen, Messungen von den tangentialen Verlaufsrichtungen dieser Fortsatzarten vorgenommen und Statistiken aufgestellt. Er zeigte (vgl. Fig. 9 und 10, S. 337 bzw. 338 seiner Arbeit), daß die longitudinale Richtung von Dendriten und Axonen in beinahe allen Hirnschichten stark bevorzugt wird. Obwohl man die unbestätigte Spezifität bzw. Zuverlässigkeit der Imprägnationsmethoden in Frage stellen könnte, würde dies wenig an seinen Ergebnissen ändern. Bei der Deutung seiner Befunde weist Colonnier darauf hin, daß vertikale Linien im Gesichtsfeld auf die longitudinale Richtung in den Cortex projiziert werden (vgl. Bilge et al, 1967). Er hat daraus den Schluß gezogen, daß die Fortsätze nach der Vertikalen im Gesichtsfeld ausgerichtet seien. In der hier vorgelegten EM-Analyse der Area 17 der Katze wurde ebenfalls eine Bevorzugung der antero-posterioren Richtung gefunden (Text-Abb. 20). Die Bevorzugung dieser Richtung ist jedoch nicht so ausgeprägt wie sie bei Colonnier erscheint. Er vernachlässigte kurze dünne Fortsätze, die nach unseren Berechnungen häufig zufällige Verteilungen besitzen. Die hauptsächliche vertikale Vorzugsrichtung



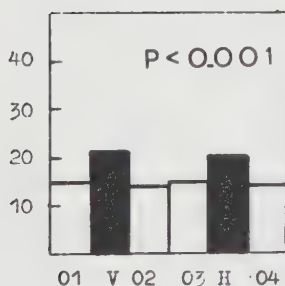
TYPE 2



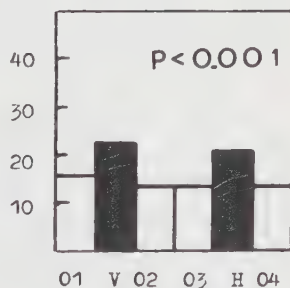
TYPE 3,4



LAYER I



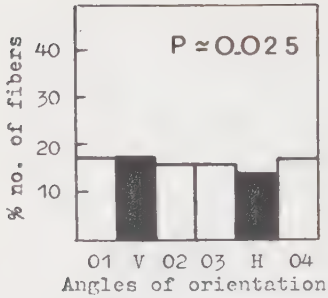
LAYER III



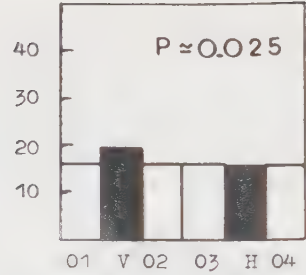
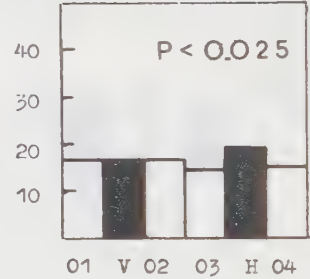
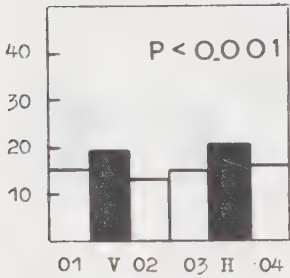
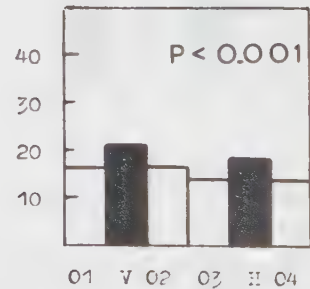
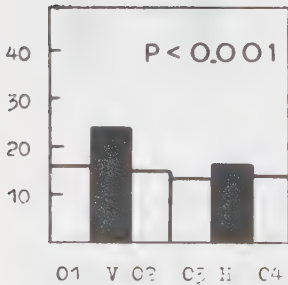
Text-Abb. 20. Tangentiale Verteilungen der Verlaufsrichtungen der Fortsätze der Klassen 2-4 in der Area 17 der Katze, im gleichen Format wie das in der Arbeit von Colonnier (1964). Die Fortsetzung dieser Abbildungen ist auf der nächsten Seite.

scheint dem vertikalen säulenartigen Aufbau des Cortex zu dienen; die Bevorzugung der longitudinalen bzw. transversalen Richtung ist geringer. Außerdem kommen verschiedene andere lokale Vorzugsrichtungen

## TYPE 2



## TYPE 3,4

LAYER IV<sub>a,b</sub>LAYER IV<sub>c</sub>

## LAYER V

Text-Abb. 20. Fortsetzung.

vor. Bei der Interpretation von tangentialen Vorzugsrichtungen ist in Betracht zu ziehen, daß die morphologische longitudinale Richtung

und die Projektion der Vertikalen im Gesichtsfeld dieselbe Richtung sind. Man kann also nicht entscheiden, ob die Ausbreitung der Fortsätze retinotopisch, wie Colonnier schließt, oder nach groben morphologischen Gegebenheiten des Großhirns (z.B. der Hirnachsen) bestimmt wird.

Die Befunde beim Affen sind etwas anders. Colonnier bemerkte, daß die Hauptachsen der ellipsenförmigen Dendritenbäume parallel zum Sulcus lunatus liegen, und er meinte, daß auch hier die Projektion der Vertikalen im Gesichtsfeld dieser Orientierung entspräche. In den Gebieten 1 und 2 unserer Golgi-Statistik (Text-Abb. 10, 11) haben wir ähnliche Befunde. Dort überwiegt die Komponente senkrecht zu den "ocular dominance columns." Die Anhäufung um  $70^{\circ}$  würde grob dem Verlauf des Sulcus lunatus entsprechen. Da aber in dieser Region der Sulcus noch beinahe senkrecht zur Hirnmedianebene steht, ist damit allerdings noch nicht bewiesen, daß die Ausbreitung der Fortsätze funktionell bedingt ist. In der Mitte der Area 17, wo die horizontale Sehfeldachse auf die transversale Achse dieses Areals projiziert wird, müßte die Vorzugsrichtung konsequenterweise parallel zum Hirnmedian (d.h. senkrecht zur transversalen Achse) liegen. Betrachtet man das Gebiet 3 (Text-Abb. 10), so müßte hier die Vorzugsrichtung bei  $65^{\circ}$  oder weniger (bis etwa  $40^{\circ}$ ) in Bezug auf den Hirnmedian stehen, wenn sie der Projektion vertikaler Lichtreize entsprechen soll. Die Anhäufung liegt aber, wie in den Gebieten 1 und 2, zwischen  $60^{\circ}$  und  $90^{\circ}$  (Text-Abb. 13). Die Vorzugsrichtung der Ausläufer entspricht in diesem Gebiet also nicht der Vertikalen im Gesichtsfeld. Das spricht gegen die Hypothese Colonniers und für eine größere Rolle der Hirnmorphologie bei der Bestimmung der Ausbreitung der Nervenfortsätze.

Auch die Area 4 und das Frontalhirn wurden in Hinblick auf Vorzugsrichtungen - zur besseren Interpretation der Befunde in der Sehrinde - untersucht. Die Area 4 ist somatotopisch gegliedert. Über eine funktionelle topographische Gliederung des Frontalhirns sind unsere Kenntnisse nicht so gut wie im visuellen Cortex. Die frontalen Augenfelder (Area 8) scheinen funktionell nach den Körperachsen gegliedert zu sein (Robinson und Fuchs, 1969). Über die funktionelle Organisation der Rinde des limbischen Systems und der prälimbischen Area 32 ist äußerst wenig bekannt. Hier gibt es aber auch Vorzugsrichtungen, und zwar dieselben bezüglich

der Hirnsymmetrie wie in den übrigen untersuchten Gebieten.

Welche Ursache und welche Bedeutung könnte diese offensichtlich generelle Neigung der Nervenfortsätze, eine bevorzugte Ausrichtung in der Großhirnrinde einzunehmen, haben? Wenn die Verlaufsrichtungen funktionell bedingt wären, würden sie in jedem funktionellen Gebiet eine Ausrichtung entsprechend der Gliederung des Gebiets besitzen und dementsprechend in verschiedenen Areas unterschiedlich sein. Wenn dagegen die Dendritenbäume und axonalen Ausbreitungen nach der groben Gestalt des Gehirns bestimmt werden, gäbe es Abweichungen zwischen ihnen und der funktionellen Gliederung dort, wo die letztere nicht mit den morphologischen Richtlinien übereinstimmt.

Für die morphologische, entwicklungsgeschichtliche Erklärung sprechen drei Tatsachen. Erstens, die Vorzugsrichtungen in allen drei untersuchten Gebieten der Area 17 des Affen sind ähnlich, obwohl die Lagen der Gebiete bezüglich der "ocular dominance columns" oder der retinotopischen Projektion sehr unterschiedlich sind. Zweitens, beim Affen verlaufen die Fasern der Radiatio optica auch in dieser Richtung; sie laufen vom lateralen Ende der Area 17 bis zur medialen Kante hin. Auch in der Area 17 der Katze ist die hauptsächlichste Vorzugsrichtung die der Afferenzen, nämlich eine vertikale. Und in der Area 4 und im Frontalhirn der Katze laufen die Afferenzen im Mark in der longitudinalen Richtung, was auch dort der tangentialen Vorzugsrichtung der intracorticalen Fortsätze entspricht. Drittens, die Vorzugsrichtungen bei beiden Tierarten stehen in einem regelmäßigen Verhältnis zur bilateralen Hirnsymmetrie. Wenn sich die Dendriten und Axone während der Entwicklung nach Wachstumslinien oder chemischen Gradienten ausrichteten, dann wäre es leicht zu verstehen, daß ihre Vorzugsrichtungen entsprechend den Hirnachsen orientiert sein sollten. Die relativ schwache Betonung dieser Richtungen spricht dafür, daß die Ausbreitung in allen Richtungen ausreicht, um die notwendigen funktionellen Anschlüsse herzustellen.

Ein Befund von Colonnier (1964), nämlich daß die Endsegmente der basalen Dendriten der Pyramidenzellen stärker die Vorzugsrichtungen aufweisen als die gesamten Dendritenbäume, gibt möglicherweise Hinweise auf die Art der Beziehung zwischen Orientierung und Funktion. Während des Wachstums könnten die Dendritenbäume eine schwache Prä-

ferenz für Wachstumslinien zeigen; wenn die endgültigen funktionellen Anschlüsse gemacht werden, würde die Vorzugsrichtung dort verstärkt werden, wo die funktionelle topographische Organisation in Einklang mit den Wachstumslinien steht, und dort vermindert werden, wo die zwei Organisationsweisen in Konflikt stehen.

In der Großhirnrinde im allgemeinen stimmen die morphologischen Richtlinien und die funktionelle Gliederung häufig überein. Als Beispiele kann man die retinotopische Projektion in der Area 17 der Katze, die somatotopischen Projektionen auf beiden Seiten des Sulcus centralis (Werner und Whitsel, 1973), und die Orientierung der Korbzellen in der menschlichen Area 4 (Marin-Padilla, 1969) nennen. Es ist also schwierig, die funktionelle topographische Gliederung der Großhirnrinde von deren morphologischen "Achsen" und Vorzugsrichtungen zu trennen.

Der Ursprung der Vorzugsrichtungen der Nervenfortsätze in der Großhirnrinde läßt sich nicht an erwachsenen Tieren feststellen. Die Antwort auf diese Frage wird man von der Entwicklungsforschung erwarten können, und zwar von Untersuchungen an Tieren, deren corticale Funktionen entweder noch nicht vorhanden oder verdreht worden sind.

## V. Zusammenfassung

1. In den geschilderten Versuchen wurde versucht zu klären, ob Zellen der Großhirnrinde bestimmte Orientierungen bezüglich der makroskopischen Hirnstruktur, z.B. der bilateralen Symmetrie, haben, oder ob sie zufällig orientiert sind. Da viele Areale der Hirnrinde, darunter Area 17, eine deutliche funktionelle Gliederung aufweisen, wäre es interessant zu wissen, ob die Zellen, aus welchen die funktionelle Organisation aufgebaut ist, eine entsprechende morphologische Orientierung aufweisen.

2. Es wurde eine elektronenmikroskopische (EM) Untersuchung der Area 17 der Katze durchgeführt. Von den 2-dimensionalen EM-Aufnahmen, in frontalen und in sagittalen Ebenen, wurde auf die Verlaufsrichtungen der angeschnittenen Nervenfortsätze geschlossen. Dazu diente ein mathematisches Verfahren, das auf der Annahme eines kreisrunden Querschnitts der Fortsätze beruht. Die Untersuchung bestätigte deutlich die Bevorzugung des vertikalen Verlaufes, was mit der Gliederung der Area 17 in funktionelle "Säulen" übereinstimmt. Tangential zur Hirnoberfläche gesehen sind auch die (bezüglich der Hirnachsen) longitudinalen und transversalen Verlaufsrichtungen bevorzugt; sie entsprechen der Projektion der Vertikalen bzw. Horizontalen im Gesichtsfeld auf die Area 17. Es gibt andere Vorzugsrichtungen, die schwächer sind und von der Art der Fortsätze (z.B. Dendriten oder Axone) und von der Tiefe im Cortex abhängen.

3. Die "ocular dominance columns" im visuellen Cortex von Primaten, die eigentlich mehr wie vertikale Scheiben aussehen, haben ihren Namen deshalb, weil die Zellen in Schicht IV auf Signale von nur einem Auge antworten. Da Zellen in den Schichten oberhalb und unterhalb der Schicht IV Eingänge von beiden Augen bzw. von mehr als einer Säule erhalten, wurde im zweiten Versuch, an der Area 17 eines Java-Affen, geprüft, ob die Kommunikation zwischen den benachbarten "Säulen" auf der Bevorzugung der entsprechenden Verlaufsrichtung beruht. Hierzu, wie auch im dritten Versuch, wurden an tangentialen Schnitten von Golgi-Präparaten die Winkel und Längen der Nervenfortsätze gemessen und eine Statistik dazu aufgestellt. Das Ergebnis dieses Versuchs war negativ, da die transversale Verlaufsrichtung allgemein bevorzugt

wird, auch dort, wo für die Verbindung zwischen den Säulen eine andere Richtung geeigneter wäre.

4. Da die Ergebnisse des zweiten Versuchs gegen eine Verbindung der Vorzugsrichtungen mit der funktionellen Organisation sprachen, wurde ein dritter Versuch unternommen. Durch diesen sollte geklärt werden, ob die in der Area 17 der Katze schon gefundenen Vorzugsrichtungen auch in anderen Hirngebieten zu sehen sind. Die medialen Wände der Area 4 und des Frontalhirns wurden zu diesem Zweck ausgewählt. Es zeigte sich wieder eine Bevorzugung des longitudinalen und zum Teil auch des transversalen Verlaufs. Im Frontalhirn sind diese Vorzugsrichtungen allerdings schwächer als in den Areae 4 und 17.

5. Damit ist die Existenz und Regelmäßigkeit von Vorzugsrichtungen im Verlauf der Nervenfortsätze der Großhirnrinde der Katze und des Java-Affen gezeigt worden. Über die Entstehung dieser Regelmäßigkeiten kann noch keine sichere Aussage gemacht werden. Es scheint, daß die Vorzugsrichtungen mit der groben Hirnmorphologie bzw. mit den Hirnachsen korrelieren. Aber eine Rolle der funktionellen Organisation bei der Festlegung der Ausbreitung der Nervenfortsätze kann nicht ausgeschlossen werden.

# VI. Literaturverzeichnis

- Asanuma, H., I. Ros  n: Topographical organization of cortical efferent zones projecting to distal forelimb muscles in the monkey. Exp. Brain Res. 14:243 (1972).
- Bilge, M., A. Bingle, K.N. Senevirante, D. Whitteridge: A map of the visual cortex in the cat. J. Physiol. 191:116P (1967).
- Brodal, A.: Neurological Anatomy. London: Oxford Univ. Press (1969).
- Brodmann, K.: Vergleichende Lokalisationslehre der Gro  hirnrinde in ihren Prinzipien dargestellt auf Grund des Zellenbaues. Leipzig: J.A. Barth (1909).
- Cajal, S. R.: Histologie du Syst  me Nerveux de l'Homme et des Vert  br  s. Paris: Maloine (1911). Nachdruck: Madrid; Instituto Ramon y Cajal (1955).
- Colonnier, M.: The tangential organization of the visual cortex. J. Anat. 98:327 (1964).
- Daniel, P.M., D. Whitteridge: The representation of the visual field on the cerebral cortex in monkeys. J. Physiol. 159:203 (1961).
- Eccles, J.C.: Postsynaptic inhibition in the central nervous system. In: The Neurosciences. A Study Program (Ed.: Quarton, G.C., T. Melnechuk, F.O. Schmitt). New York: Rockefeller Univ. Press (1967).
- Eckert, F.: "Neurophysiologie histologisch identifizierter Interneurone im visuellen System von Fliegen," Vortrag im Physiologischen Institut der Freien Univ. Berlin. Berlin (1976).
- Economo, C.v.: Der Zellaufbau der Gro  hirnrinde und die progressive Cerebration. Ergebn. Psychol. 29:83 (1929).
- Essen, D. van, J. Kelly: Morphological identification of simple, complex and hypercomplex cells in the visual cortex of the cat. In: Intracellular Staining in Neurobiology (Ed.: Kater, S.B., C. Nicholson). New York: Springer-Verlag (1973).

- Goldstein, M.H., M. Abeles, R.L. Daly, J. McIntosh: Functional architecture in cat primary auditory cortex: tonotopic organization. *J. Neurophysiol.* 33:188 (1970).
- Holmes, G.: Cerebral integration of ocular movement. *Brit. Med. J.* 2 (1938).
- Hubel, D.H., T.N. Wiesel: Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J. Physiol.* 160:106 (1962).
- Hubel, D.H., T.N. Wiesel: Shape and arrangement of columns in cat's striate cortex. *J. Physiol.* 165:559 (1963).
- Hubel, D.H., T.N. Wiesel: Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. *J. Physiol.* 195:215 (1968).
- Hubel, D.H., T.N. Wiesel: Anatomical demonstration of columns in the monkey striate cortex. *Nature* 221:747 (1969).
- Hubel, D.H., T.N. Wiesel: Laminar and columnar distribution of geniculocortical fibers in the macaque monkey. *J. Comp. Neurol.* 146:421 (1972).
- Jones, E.G., T.P.S. Powell: An electron microscopic study of the lamina pattern and mode of termination of afferent fibre pathways in the somatic sensory cortex of the cat. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.* B257:45 (1970).
- Kappers, C.U.A., G.C. Huber, E.C. Crosby: *The Comparative Anatomy of the Nervous System of Vertebrates, Including Man*, vol. III. New York: Hafner Publ. Comp. (1960).
- Keyserlingk, D.G. von: Unveröffentlichte Beobachtungen (1974).
- LeVay, S., D.H. Hubel, T.N. Wiesel: The pattern of ocular dominance columns in macaque visual cortex revealed by a reduced silver stain. *J. Comp. Neurol.* 159:559 (1975).
- Lund, J.S.: Organization of neurons in the visual cortex, area 17, of the monkey (*Macaca mulatta*). *J. Comp. Neurol.* 147:455 (1973).

- Lund, J.S.: Vortrag beim 7. Internationalen Neurobiologie-Kongress, Göttingen (1975).
- Lund, J.S., R.G. Boothe: Interlaminar connections and pyramidal neuron organization in the visual cortex, area 17, of the macaque monkey. *J. Comp. Neurol.* 159:305 (1975).
- Marin-Padilla, M.: Origin of the pericellular baskets of the pyramidal cells of the human motor cortex: A Golgi study. *Brain Res.* 14:633 (1969).
- Marin-Padilla, M.: Prenatal and early postnatal ontogenesis of the human motor cortex II. The basket-pyramidal system. *Brain Res.* 23:185 (1970).
- Mountcastle, V.B.: Modalities and topographic properties of single neurons of cat's sensory cortex. *J. Neurophysiol.* 20:408 (1957).
- Otsuka, R., R. Hassler: Über Aufbau und Gliederung der corticalen Sehspähre bei der Katze. *Arch. Psychiat. Nervenkr.* 203:212 (1962).
- Palay, S.L., V. Chan-Palay: *Cerebellar Cortex, Cytology and Organization.* Berlin: Springer-Verlag (1974).
- Penfield, W., T. Rasmussen: *The Cerebral Cortex of Man.* New York: MacMillan (1950).
- Peters, A., T.M. Walsh: A study of the organization of apical dendrites in the somatic sensory cortex of the rat. *J. Comp. Neurol.* 144:253 (1972).
- Phillips, C.G.: Changing concepts of the precentral motor area. In: *Brain and Conscious Experience* (Ed.: Eccles, J.C.). New York: Springer-Verlag (1966).
- Ramon-Moliner, E.: The histology of the postcruciate gyrus in the cat. I. Quantitative studies. *J. Comp. Neurol.* 117:43 (1961).
- Reinoso-Suárez, F.: *Topographischer Hirnatlas der Katze.* Darmstadt: E. Merck AG (1961).
- Robinson, D.A., A.F. Fuchs: Eye movements evoked by stimulation of frontal eye fields. *J. Neurophysiol.* 32:637 (1969).

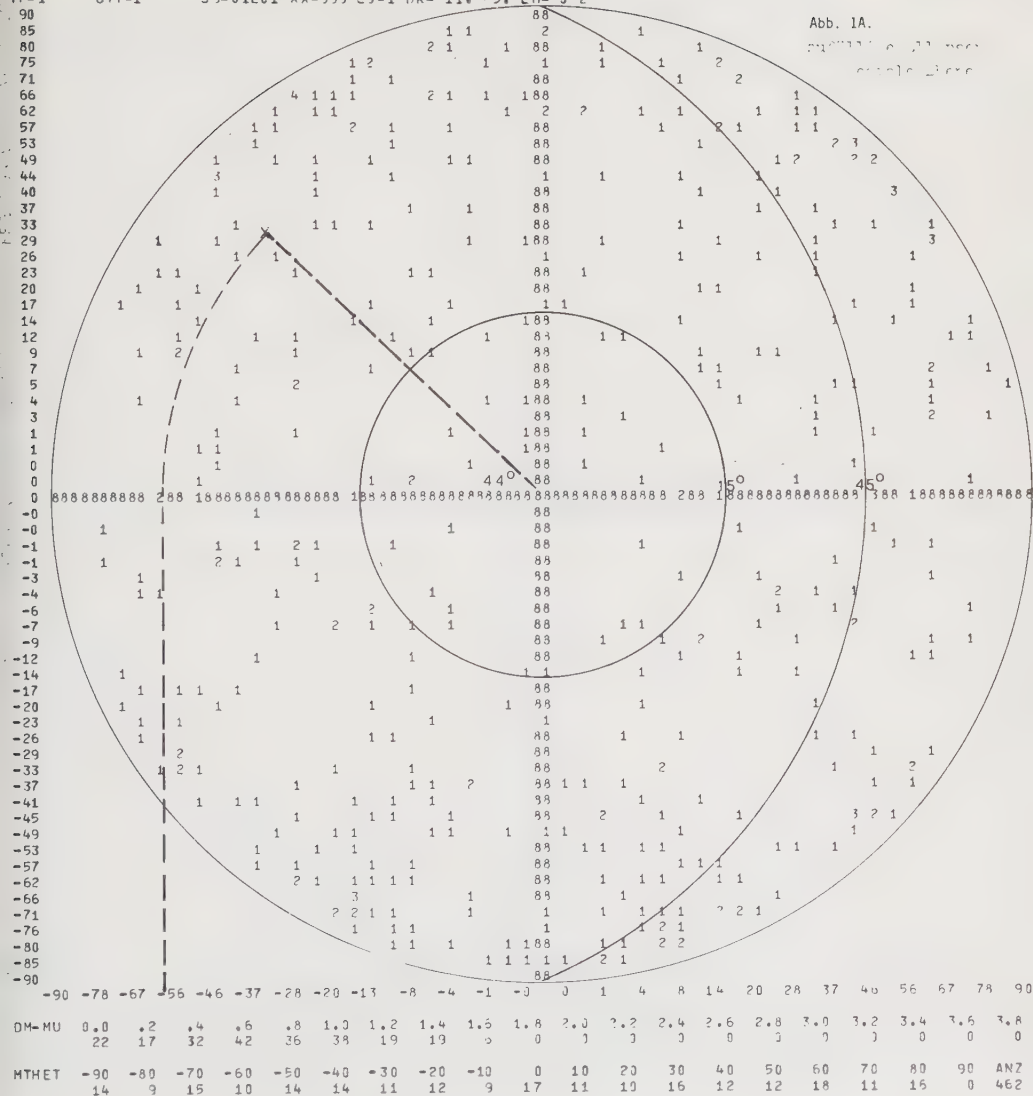
- Shkolnik-Yarros, E.G.: Neurons and Interneuronal Connections of the Central Visual System. New York: Plenum Press (1971).
- Sholl, D.A.: The organization of the visual cortex in the cat. J. Anat. 89:33 (1955).
- Szentágothai, J.: Architecture of the cerebral cortex. In: Basic Mechanisms of the Epilepsies (Ed.: Jasper, H.H., A.A. Ward, A. Pope). Boston: Little, Brown and Co. (1969).
- Szentágothai, J.: Synaptology of the visual cortex. In: Handbook of Sensory Physiology, vol. VII/3B (Ed.: Jung, R.). Berlin-Heidelberg-New York: Springer-Verlag (1973).
- Szentágothai, J.: Vortrag im Rahmen der 70. Versammlung der Deutschen Anatomie Gesellschaft. Düsseldorf (1975).
- Tömböl, T.: Collateral axonal arborizations. In: Golgi Centennial Symposium (Ed.: Santini, M.). New York: Raven Press (1975).
- Valverde, F.: Short axon neuronal subsystems in the visual cortex of the monkey. Intern. J. Neurosci. 1:181 (1971).
- Valverde, F., A. Ruiz-Marcos: Dendritic spines in the visual cortex of the mouse: Introduction to a mathematical model. Exp. Brain Res. 8:269 (1969).
- Vogt, C., O. Vogt: Allgemeiner Ergebnisse unserer Hirnforschung. J. Psychol. Neurol. (Lpz.) 25:279 (1919).
- Warren, J.M., K. Akert: The Frontal Granular Cortex and Behaviour. New York: McGraw-Hill (1964).
- Warren, J.M., H. Warren, K. Akert: Orbitofrontal cortical lesions and learning in cats. J. Comp. Neurol. 118:17 (1962).
- Welker, C., T.A. Woolsey: Structure of layer IV in the somatosensory neocortex of the rat: Description and comparison with the mouse. J. Comp. Neurol. 158:437 (1974).

- Werner, G., B.L. Whitsel: Functional organisation of the somatosensory cortex. In: Handbook of Sensory Physiology, vol. II (Ed.: Jung, R.). Berlin: Springer-Verlag (1973).
- Young, J.Z.: Regularities in the retina and optic lobes of Octopus in relation to form discrimination. Nature 186:836 (1960).

VII. Anhang: Abbildungen der Ergebnisse der elektronenmikroskopischen  
Untersuchung

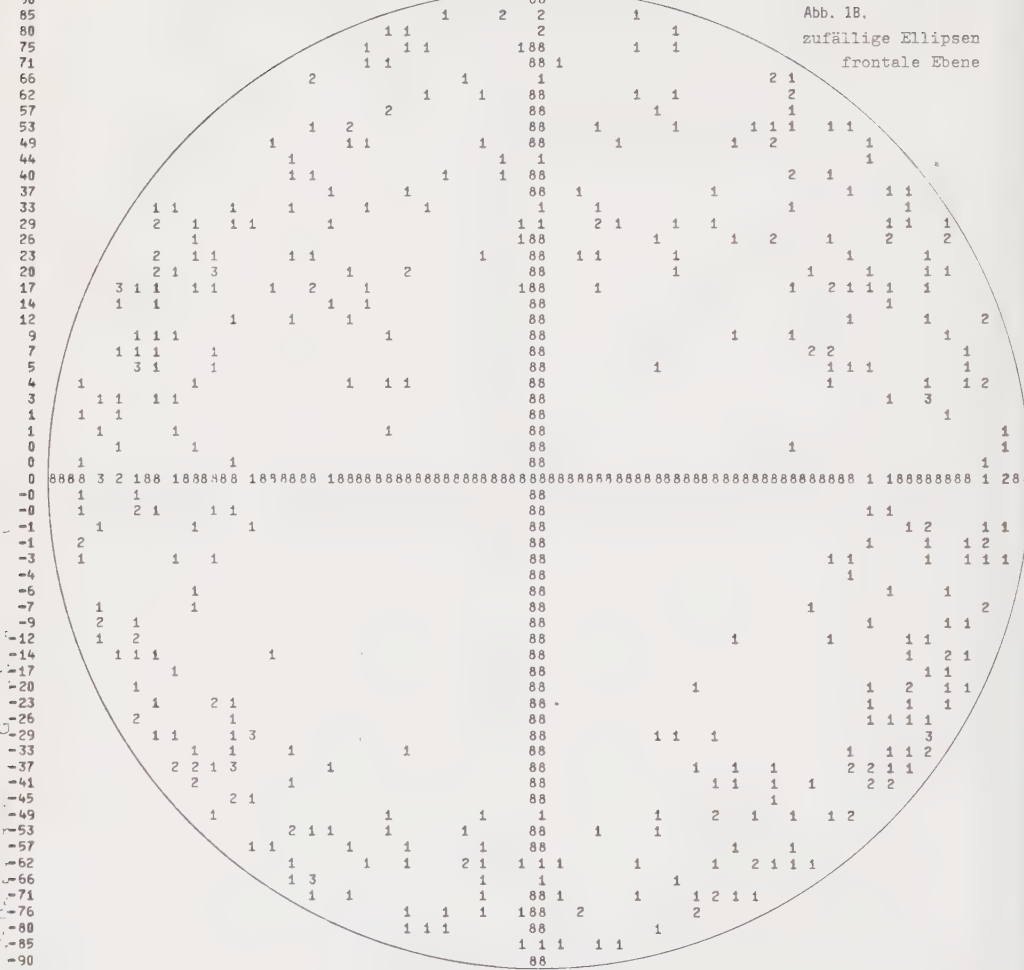


מחבר: ד"ר יצחק יעקב  
מקום: תל אביב



TF=1 CYT=1 S3=01201 XX=999 ER=2 DR= 11. -5. LM= 0 2

Abb. 18.  
zufällige Ellipsen  
frontale Ebene



|        |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
|--------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| DM-HU  | 0.0 | .2  | .4  | .6  | .8  | 1.0 | 1.2 | 1.4 | 1.6 | 1.8 | 2.0 | 2.2 | 2.4 | 2.6 | 2.8 | 3.0 | 3.2 | 3.4 | 3.6 | 3.8 |
|        | 25  | 18  | 26  | 35  | 40  | 42  | 28  | 14  | 2   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   |
| MT-HET | -90 | -80 | -70 | -60 | -50 | -40 | -30 | -20 | -10 | 0   | 10  | 20  | 30  | 40  | 50  | 60  | 70  | 80  | 90  | AMZ |
|        | 10  | 9   | 11  | 12  | 15  | 18  | 16  | 15  | 11  | 18  | 5   | 13  | 15  | 18  | 11  | 15  | 6   | 12  | 0   | 460 |

TF=1

90

85

80

75

71

66

62

57

53

49

44

40

37

33

29

26

23

20

17

14

12

9

7

5

4

3

1

1

0

0

-1

-2

-3

-4

-6

-7

-9

-12

-14

-17

-20

-23

-26

-29

-33

-37

-41

-45

-49

-53

-57

-62

-66

-71

-76

-80

-85

-90

CYT=1

SB=01201 XX=999 E9=3 DR= 11. -5. LM= 0.2

Abb. 1C.

zufällige Ellipsen  
ges. Verteilung

DM-MU 0.0 .2 .4 .6 .8 1.0 1.2 1.4 1.6 1.8 2.0 2.2 2.4 2.6 2.8 3.0 3.2 3.4 3.6 3.8

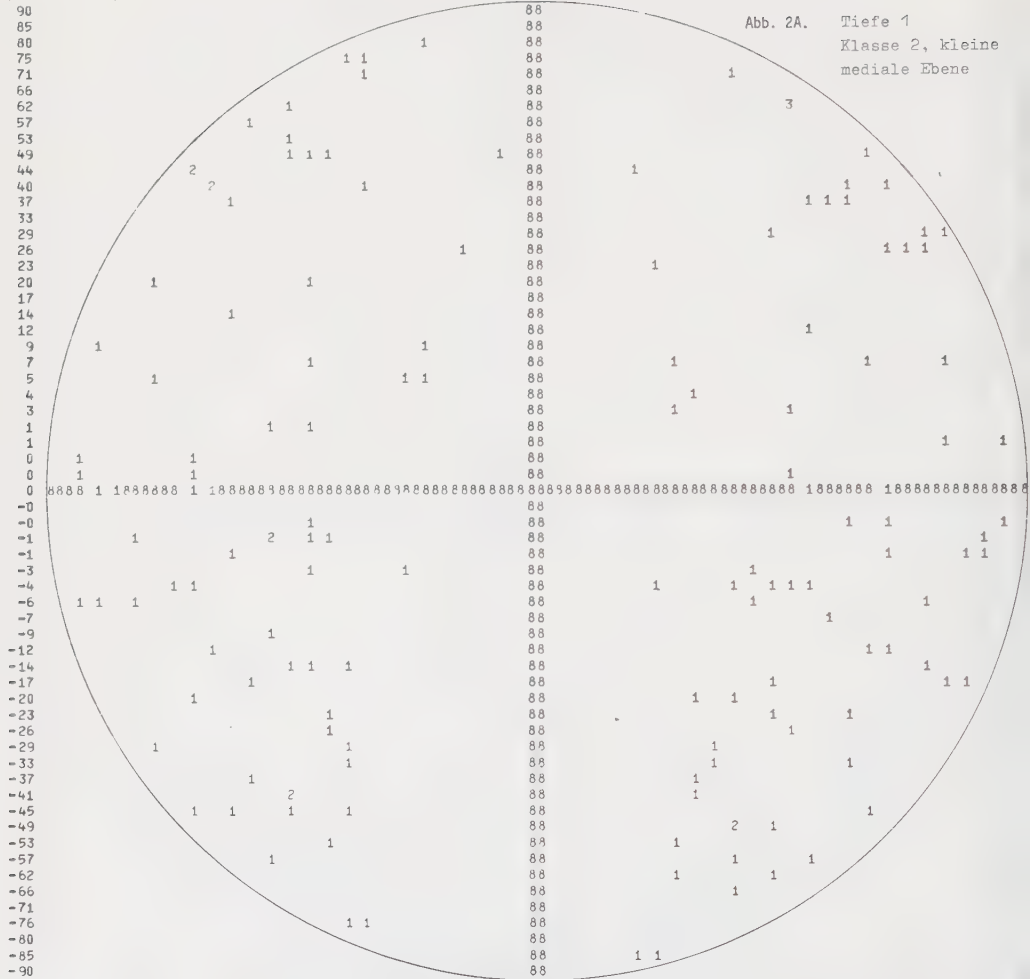
47 35 58 77 76 80 47 33 8 9 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0

MTHET -90 -80 -70 -60 -50 -40 -30 -20 -10 0 10 20 30 40 50 60 70 80 90 ANZ

24 18 26 22 29 32 27 27 20 35 16 23 31 30 23 33 17 28 0 922

TF=1 CYT=12 S1=01201 XX=199 EB=1 DR= 11, -5, LM=40 1

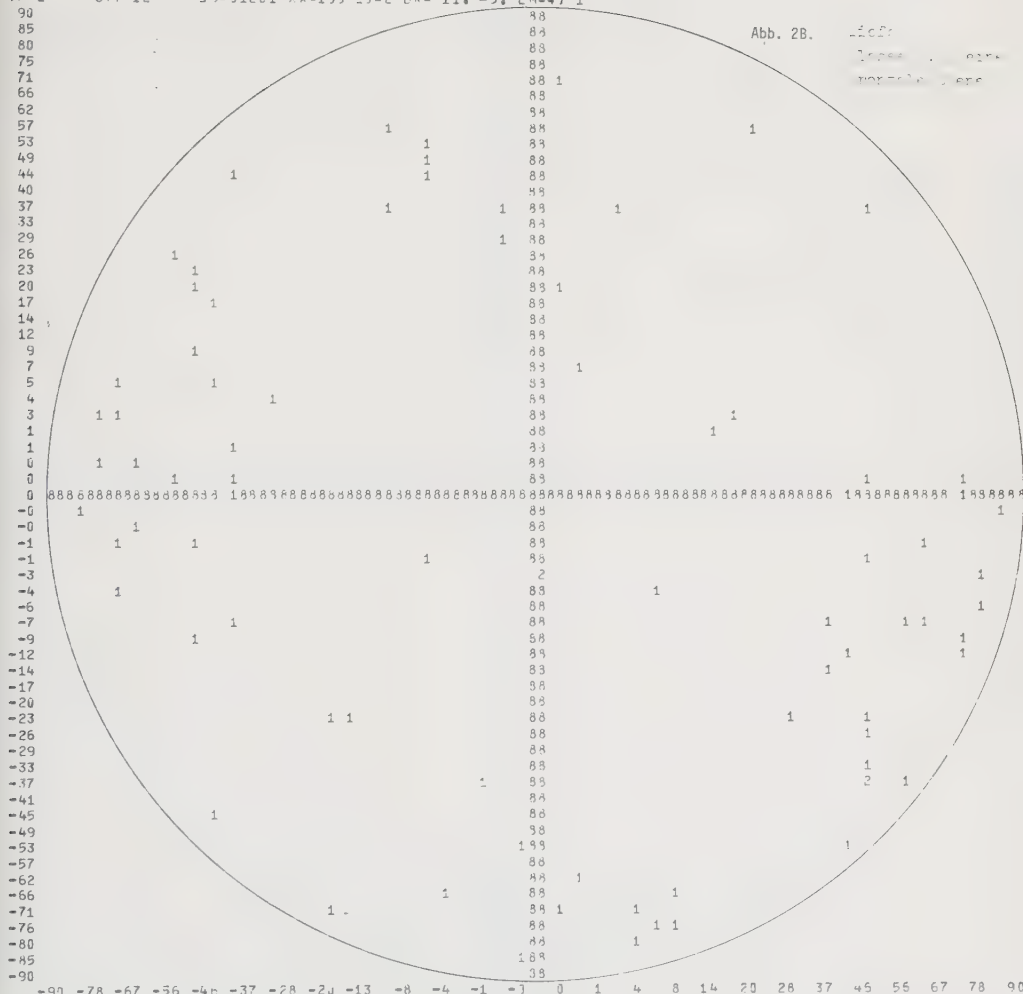
Abb. 2A. Tiefe 1  
Klasse 2, kleine  
mediale Ebene



| DM-MU | 0.0 | 1.8 | 2.4 | 3.7 | 4.6 | 6.2 | 8.0 | 1.0 | 1.2 | 1.4 | 1.6 | 1.8 | 2.0 | 2.2 | 2.4 | 2.6 | 2.8 | 3.0 | 3.2 | 3.4 | 3.6 | 3.8 | 0 |
|-------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|---|
| MTHT  | -90 | -80 | -70 | -60 | -50 | -40 | -30 | -20 | -10 | 0   | 10  | 20  | 30  | 40  | 50  | 60  | 70  | 80  | 90  | ANZ |     |     |   |
|       | 2   | 3   | 4   | 3   | 1   | 3   | 4   | 3   | 4   | 12  | 6   | 6   | 2   | 7   | 1   | 3   | 3   | 3   | 4   | 148 |     |     |   |

TF=1 CYT=12 S3=61201 XX=199 ED=2 DF= 11. -5. LM=4) 1

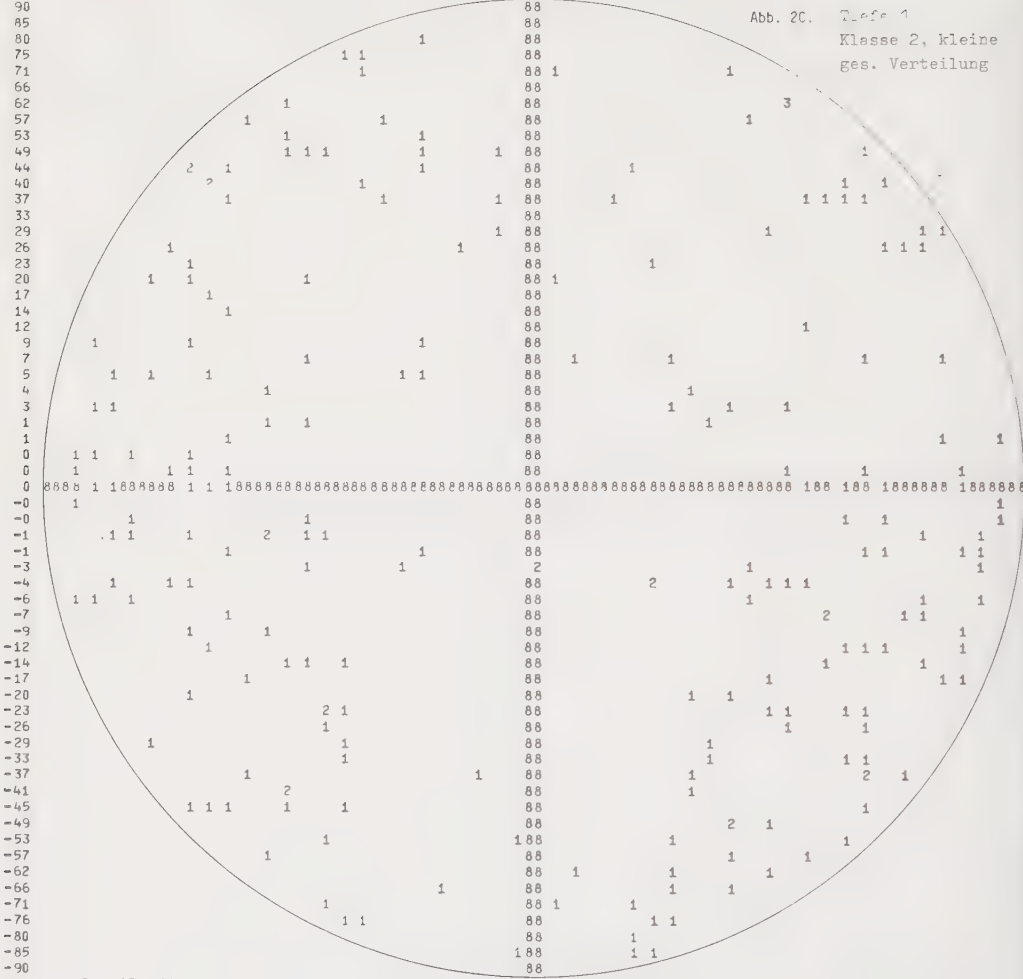
Abb. 2B.



| DM-MU | 0.0 | 0.2 | 0.4 | 0.6 | 0.8 | 1.0 | 1.2 | 1.4 | 1.6 | 1.8 | 2.0 | 2.2 | 2.4 | 2.6 | 2.8 | 3.0 | 3.2 | 3.4 | 3.6 | 3.8 |
|-------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
|       | 0   | 13  | 15  | 11  | 2   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   |
| MTHET | -90 | -80 | -70 | -60 | -50 | -40 | -30 | -20 | -10 | 0   | 10  | 20  | 30  | 40  | 50  | 60  | 70  | 80  | 90  | 8N7 |
|       | 1   | 2   | 5   | 0   | 1   | 4   | 3   | 3   | 6   | 5   | 3   | 0   | 0   | 3   | 0   | 1   | 0   | 1   | 1   | 82  |

TF=1 CYT=12 SN=01201 XX=199 EB=3 OR= 11. -5, LM=40 1

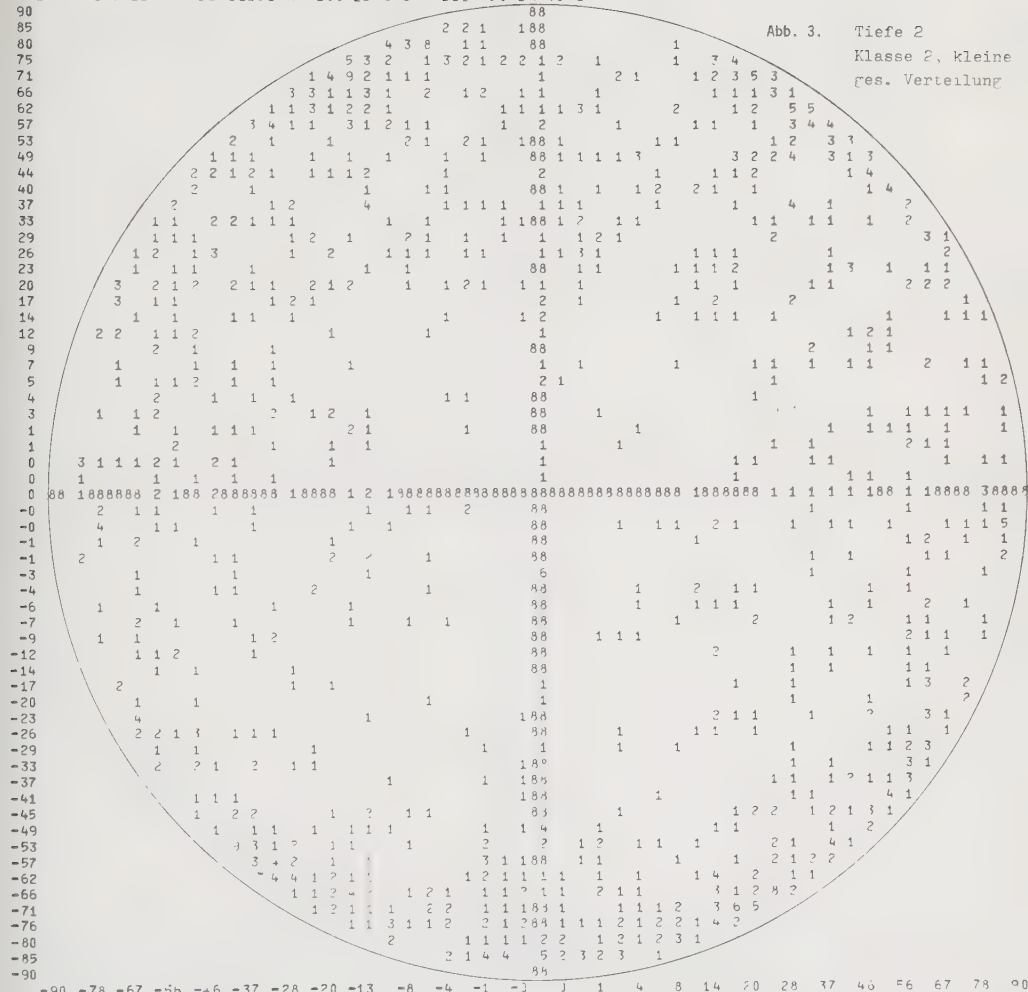
Abb. 20. Tafel 1  
Klasse 2, kleine  
ges. Verteilung



|       |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
|-------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| DM-MU | 0.0 | 0.2 | 0.4 | 0.6 | 0.8 | 1.0 | 1.2 | 1.4 | 1.6 | 1.8 | 2.0 | 2.2 | 2.4 | 2.6 | 2.8 | 3.0 | 3.2 | 3.4 | 3.6 | 3.8 |
|       | 1   | 31  | 52  | 27  | 4   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   |
| MTHT  | -90 | -80 | -70 | -60 | -50 | -40 | -30 | -20 | -10 | 0   | 10  | 20  | 30  | 40  | 50  | 60  | 70  | 80  | 90  | ANZ |
|       | 3   | 5   | 9   | 3   | 2   | 7   | 7   | 6   | 10  | 17  | 9   | 6   | 2   | 10  | 1   | 4   | 3   | 6   | 5   | 230 |

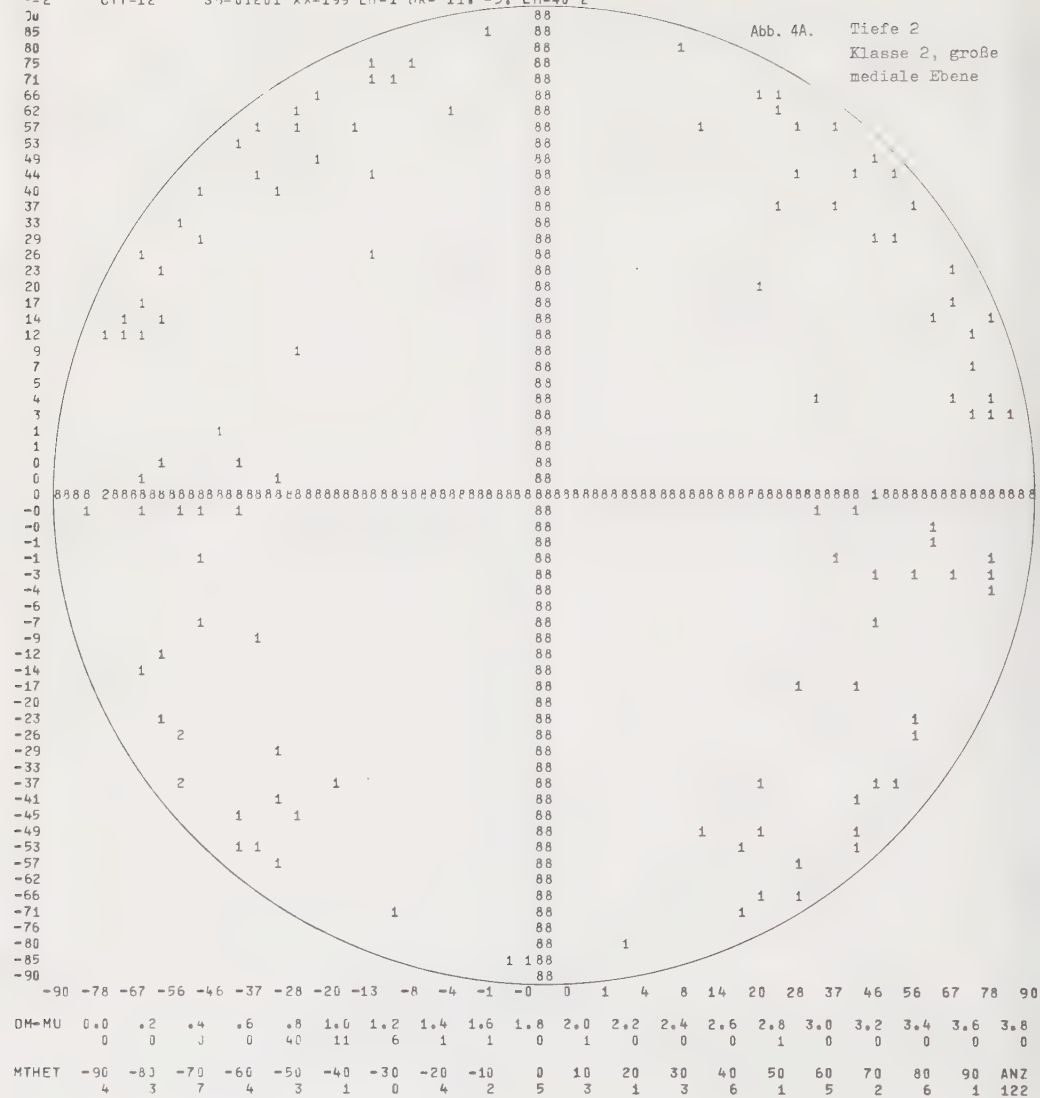
TF=2 CYT=12 SB=01201 XX=199 EB=3 OR= 11. -5. LM=40 1

Abb. 3. Tiefe 2  
Klasse 2, kleine  
res. Verteilung



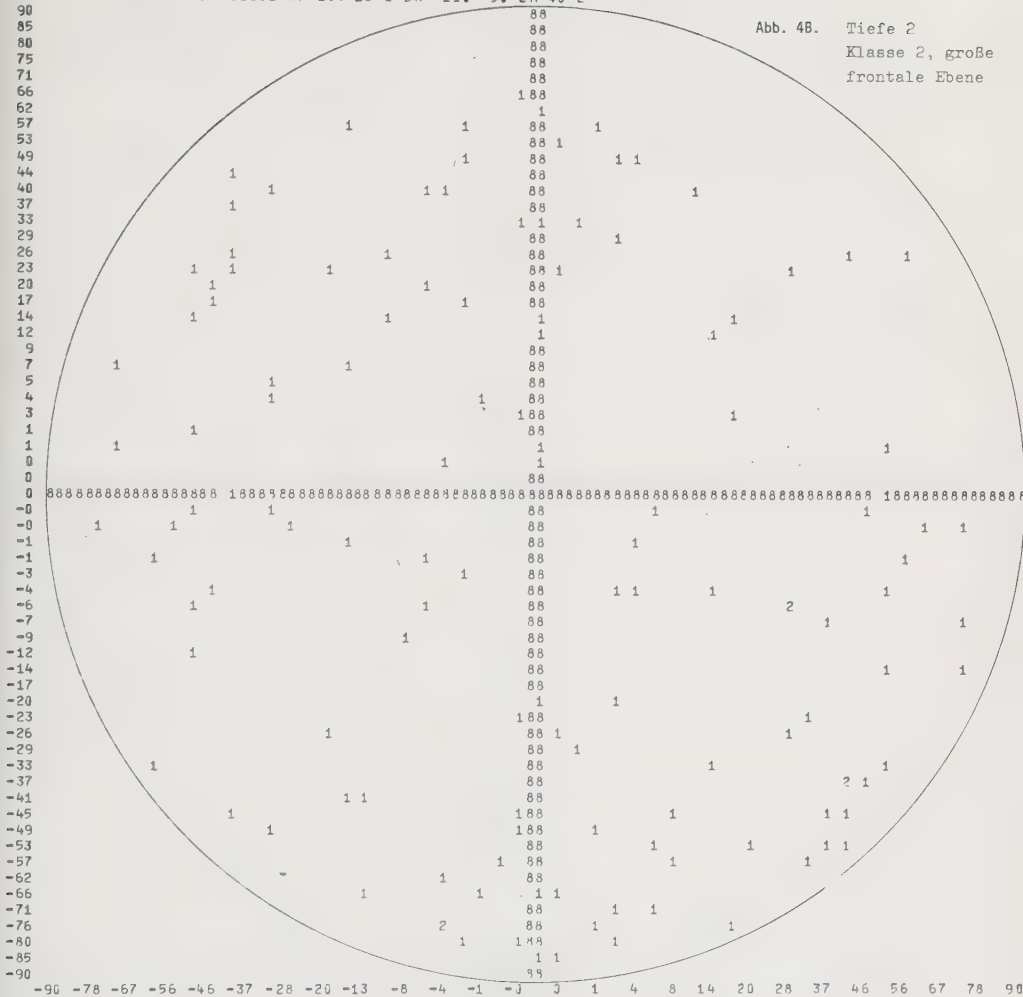
|       | -90 | -78 | -67 | -56 | -46 | -37 | -28 | -20 | -13 | -8  | -4  | -1  | 1   | 4   | 8   | 14  | 20  | 28  | 37  | 46  | 56  | 67  | 78  | 90  |
|-------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| DM-MU | 0.0 | 0.2 | 0.4 | 0.6 | 0.8 | 1.0 | 1.2 | 1.4 | 1.6 | 1.8 | 2.0 | 2.2 | 2.4 | 2.6 | 2.8 | 3.0 | 3.2 | 3.4 | 3.6 | 3.8 |     |     |     |     |
|       | 5   | 11  | 25  | 44  | 70  | 100 | 130 | 160 | 190 | 220 | 250 | 280 | 310 | 340 | 370 | 400 | 430 | 460 | 490 | 520 | 550 | 580 | 610 | 640 |
| MTHET | -90 | -80 | -70 | -60 | -50 | -40 | -30 | -20 | -10 | 0   | 10  | 20  | 30  | 40  | 50  | 60  | 70  | 80  | 90  | ANZ |     |     |     |     |
|       | 50  | 43  | 27  | 20  | 15  | 10  | 7   | 5   | 4   | 3   | 2   | 1   | 1   | 2   | 3   | 4   | 5   | 6   | 7   | 8   | 9   | 10  | 11  | 12  |

Tiefe 2  
Klasse 2, große  
mediale Ebene



SB=01201 XX=199 EB=2 DR= 11. -5. LM=40 2

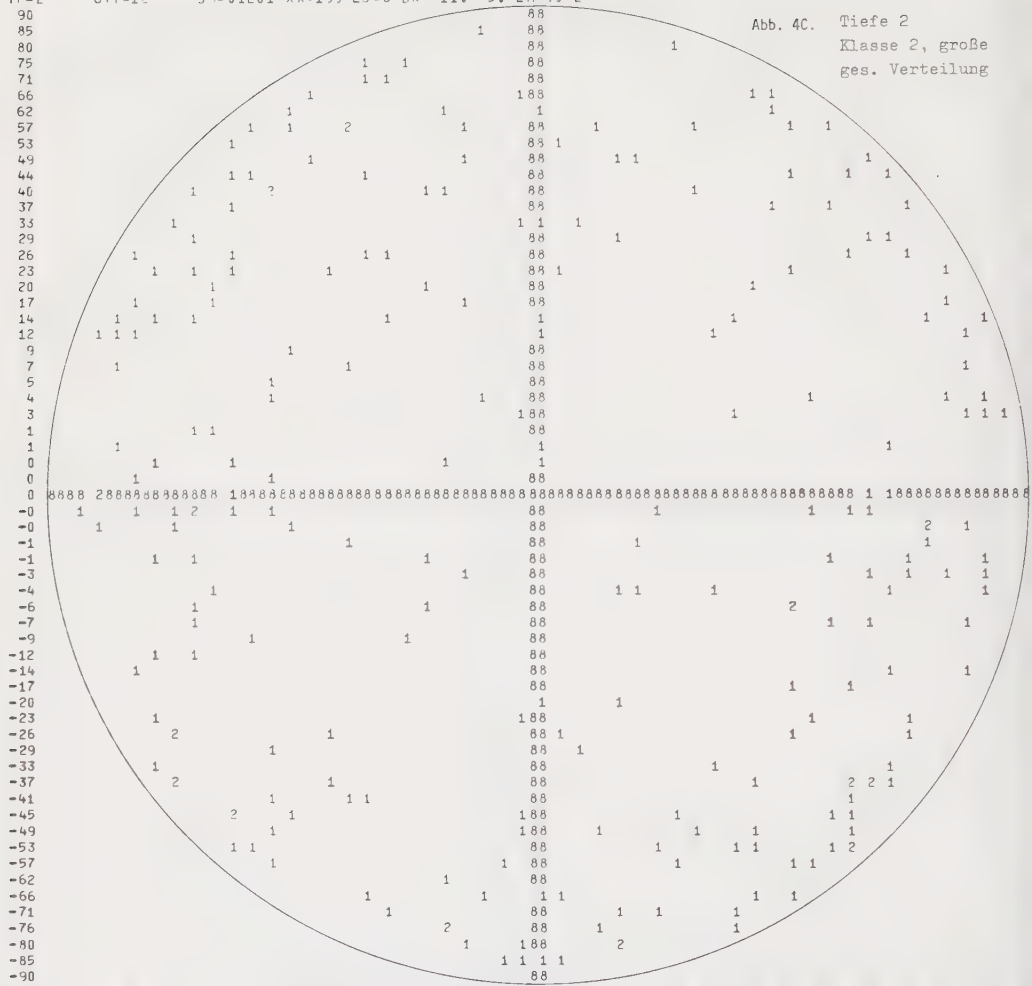
Klasse 2, große  
frontale Ebene



|       |     |     |     |     |     |     |     |     |     |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |     |
|-------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|-----|
| MTHET | -90 | -80 | -70 | -60 | -50 | -40 | -30 | -20 | -10 | 0 | 10 | 20 | 30 | 40 | 50 | 60 | 70 | 80 | 90 | ANZ |
|       | 6   | 4   | 5   | 3   | 6   | 5   | 3   | 2   | 6   | 5 | 3  | 1  | 1  | 3  | 3  | 0  | 2  | 5  | 2  | 13  |

TF=2 CVT=12 SQ=01201 XX=199 EB=3 DR= 11, -5, LM=40 2

Abb. 4C. Tiefe 2  
Klasse 2, große  
ges. Verteilung



| DM-MU | 0.0 | .2  | .4  | .6  | .8  | 1.0 | 1.2 | 1.4 | 1.6 | 1.8 | 2.0 | 2.2 | 2.4 | 2.6 | 2.8 | 3.0 | 3.2 | 3.4 | 3.6 | 3.8 |
|-------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
|       | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 27  | 12  | 3   | 2   | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   |
| MTHET | -90 | -80 | -70 | -60 | -50 | -40 | -30 | -20 | -10 | 0   | 10  | 20  | 30  | 40  | 50  | 60  | 70  | 80  | 90  | ANZ |
|       | 10  | 7   | 12  | 7   | 9   | 6   | 3   | 6   | 8   | 10  | 6   | 2   | 4   | 9   | 4   | 5   | 4   | 11  | 3   | 252 |

TF=2 CYT=12 SQ=01201 VX=109 E3=1 OF= 11. -5. LM=4) 1

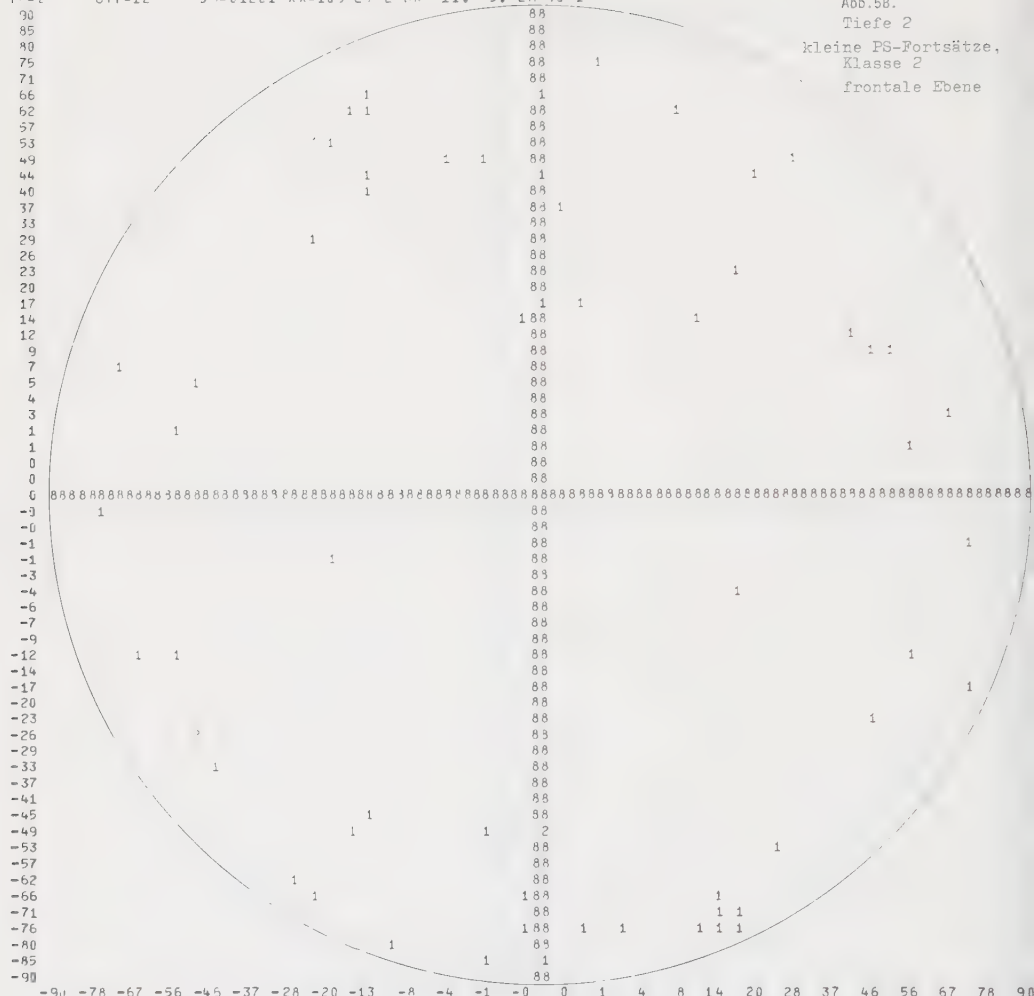
Abb. 5A.



| DM=MU | 0.0 | 0.2 | 0.4 | 0.6 | 0.8 | 1.0 | 1.2 | 1.4 | 1.6 | 1.8 | 2.0 | 2.2 | 2.4 | 2.6 | 2.8 | 3.0 | 3.2 | 3.4 | 3.6 | 3.8 |
|-------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
|       | 0   | 10  | 11  | 4   | 8   | 10  | 12  | 14  | 16  | 18  | 20  | 22  | 24  | 26  | 28  | 30  | 32  | 34  | 36  | 38  |
| MTH=T | -50 | -41 | -37 | -30 | -25 | -20 | -15 | -10 | -5  | 0   | 10  | 20  | 30  | 40  | 50  | 60  | 70  | 80  | 90  | AMZ |
|       | 4   | 1   |     | 2   | 2   | 3   | 1   | 6   | 1   | 3   | 1   | 1   | 2   |     | 4   | 2   | 3   | 5   |     | 68  |

TF=2 CYT=12 SQ=01211 XX=109 EP=2 DF= 11. -5. LM=43 1

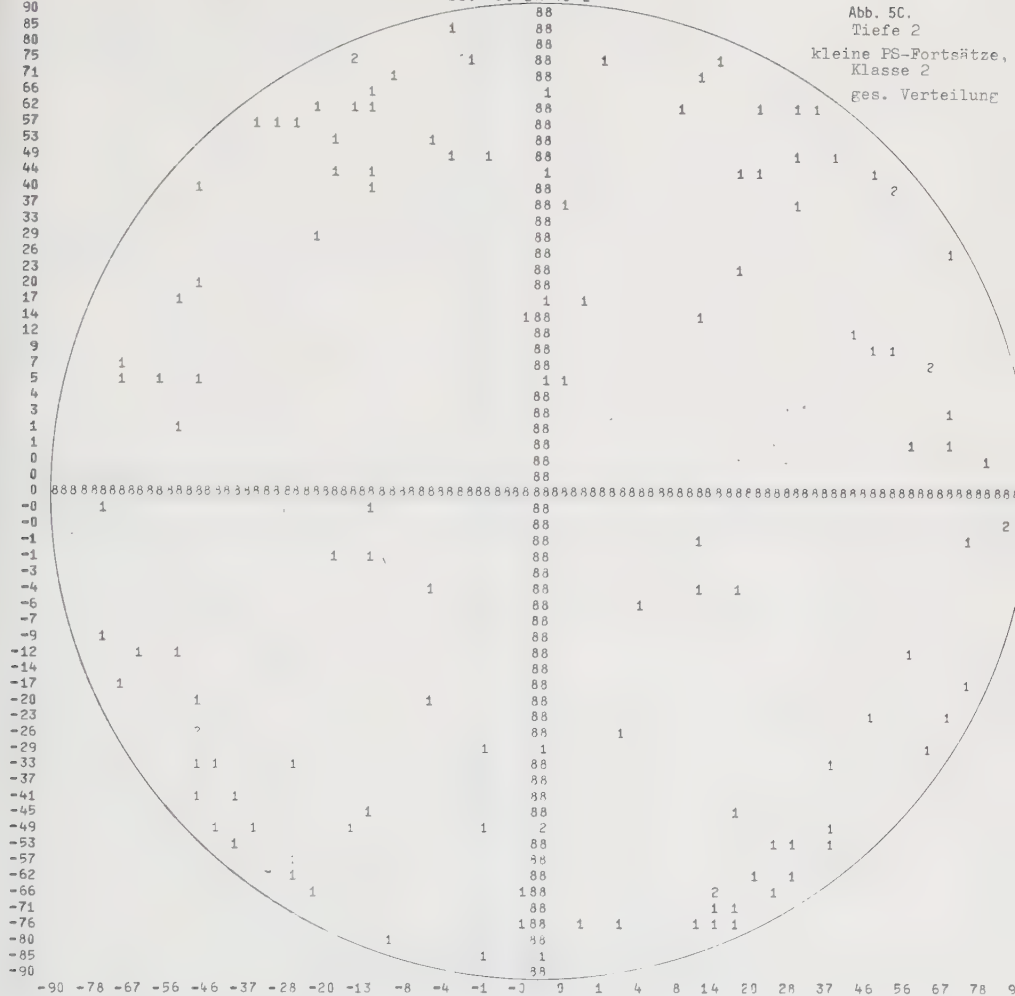
Abb.58.  
Tiefe 2  
kleine PS-Fortsätze,  
Klasse 2  
frontale Ebene



| DM-MU | 0.0 | .2  | .4  | .5  | .8  | 1.0 | 1.2 | 1.4 | 1.6 | 1.8 | 2.0 | 2.2 | 2.4 | 2.6 | 2.8 | 3.0 | 3.2 | 3.4 | 3.6 | 3.8 |
|-------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
|       | 1   | 14  | 11  | 5   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   |
| MTHET | -90 | -80 | -70 | -60 | -50 | -40 | -30 | -20 | -10 | 0   | 10  | 20  | 30  | 40  | 50  | 60  | 70  | 80  | 90  | ANZ |
|       | 4   | 2   | 2   | 4   | 1   | 0   | 1   | 2   | 0   | 2   | 0   | 2   | 2   | 1   | 0   | 4   | 1   | 2   | 1   | 62  |

TF=2 CYT=12 SB=01201 XX=109 EB=3 DR= 11. -5. LM=40 1

Abb. 5C.  
Tiefe 2  
kleine PS-Fortsätze  
Klasse 2  
ges. Verteilung



|       |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
|-------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| DM=MU | 0.0 | .2  | .4  | .6  | .8  | 1.0 | 1.2 | 1.4 | 1.6 | 1.8 | 2.0 | 2.2 | 2.4 | 2.6 | 2.8 | 3.0 | 3.2 | 3.4 | 3.6 | 3.8 |
|       | 1   | 33  | 22  | 9   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   |
| MTHET | -90 | -80 | -70 | -60 | -50 | -40 | -30 | -20 | -10 | 0   | 10  | 20  | 30  | 40  | 50  | 60  | 70  | 80  | 90  | ANZ |
|       | 8   | 3   | 2   | 6   | 3   | 2   | 2   | 2   | 1   | 5   | 1   | 3   | 4   | 1   | 4   | 6   | 4   | 7   | 1   | 130 |

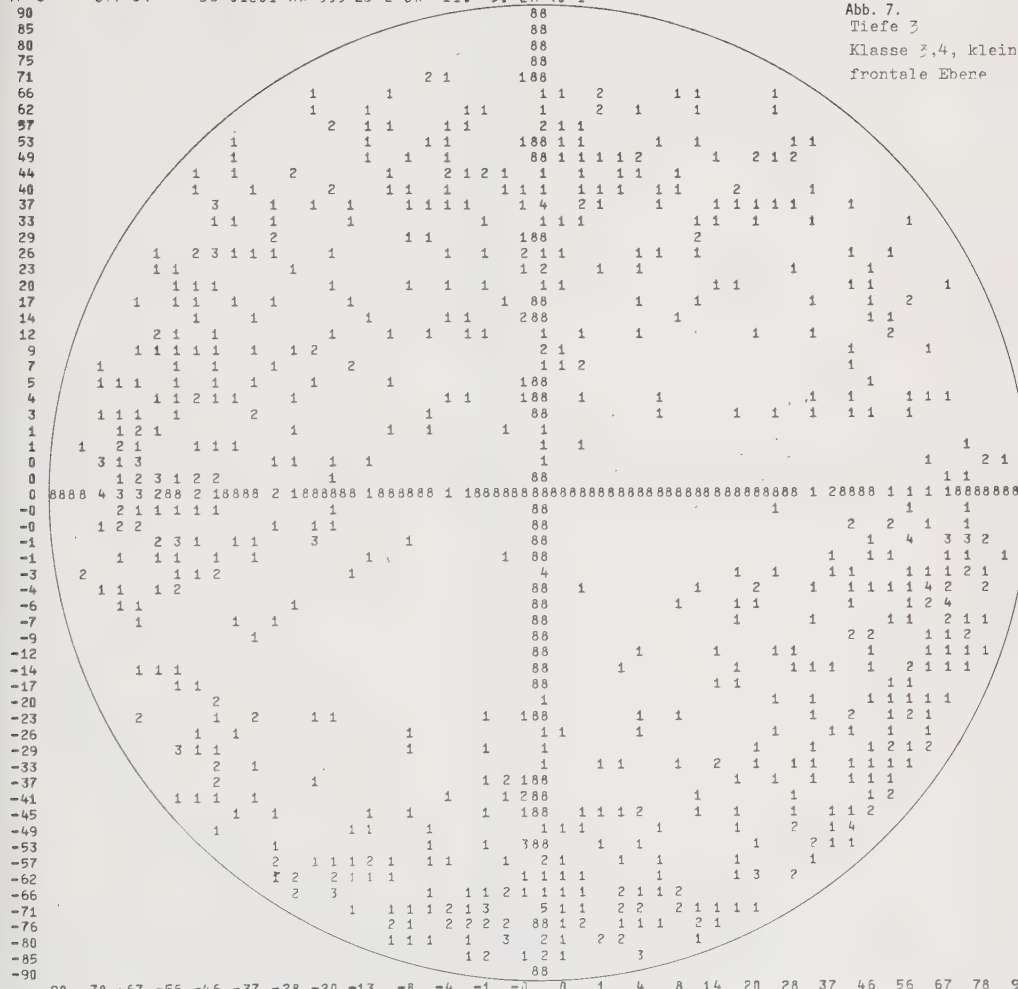
90  
85  
80  
75  
71  
56  
62  
57  
53  
44  
40  
37  
33  
29  
26  
23  
20  
17  
14  
12  
9  
7  
5  
4  
3  
1  
1  
0  
0  
0  
-0  
-1  
-1  
-1  
-3  
-4  
-6  
-7  
-7  
-12  
-14  
-17  
-20  
-23  
-26  
-29  
-33  
-37  
-41  
-45  
-49  
-53  
-57  
-62  
-66  
-71  
-76  
-80  
-85  
-90

S3=01201 XX=199 EB=3 DR= 11, -5, LM=40 2

|       |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
|-------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| 0M-HL | 0.0 | .2  | .4  | .6  | .8  | 1.0 | 1.2 | 1.4 | 1.6 | 1.8 | 2.0 | 2.2 | 2.4 | 2.6 | 2.8 | 3.0 | 3.2 | 3.4 | 3.6 | 3.8 |
|       | 0   | 0   | 0   | 85  | 22  | 8   | 7   | 1   | 0   | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   |
| MTHET | -90 | -80 | -70 | -60 | -50 | -40 | -30 | -20 | -10 | 0   | 10  | 20  | 30  | 40  | 50  | 60  | 70  | 80  | 90  | ANZ |
|       | 12  | 7   | 6   | 9   | 14  | 10  | 10  | 6   | 8   | 4   | 6   | 0   | 6   | 3   | 2   | 5   | 6   | 9   | 1   | 24  |

TF=3 CYT=34 SB=01201 XX=999 EB=2 DR= 11. -5. LM=40 1

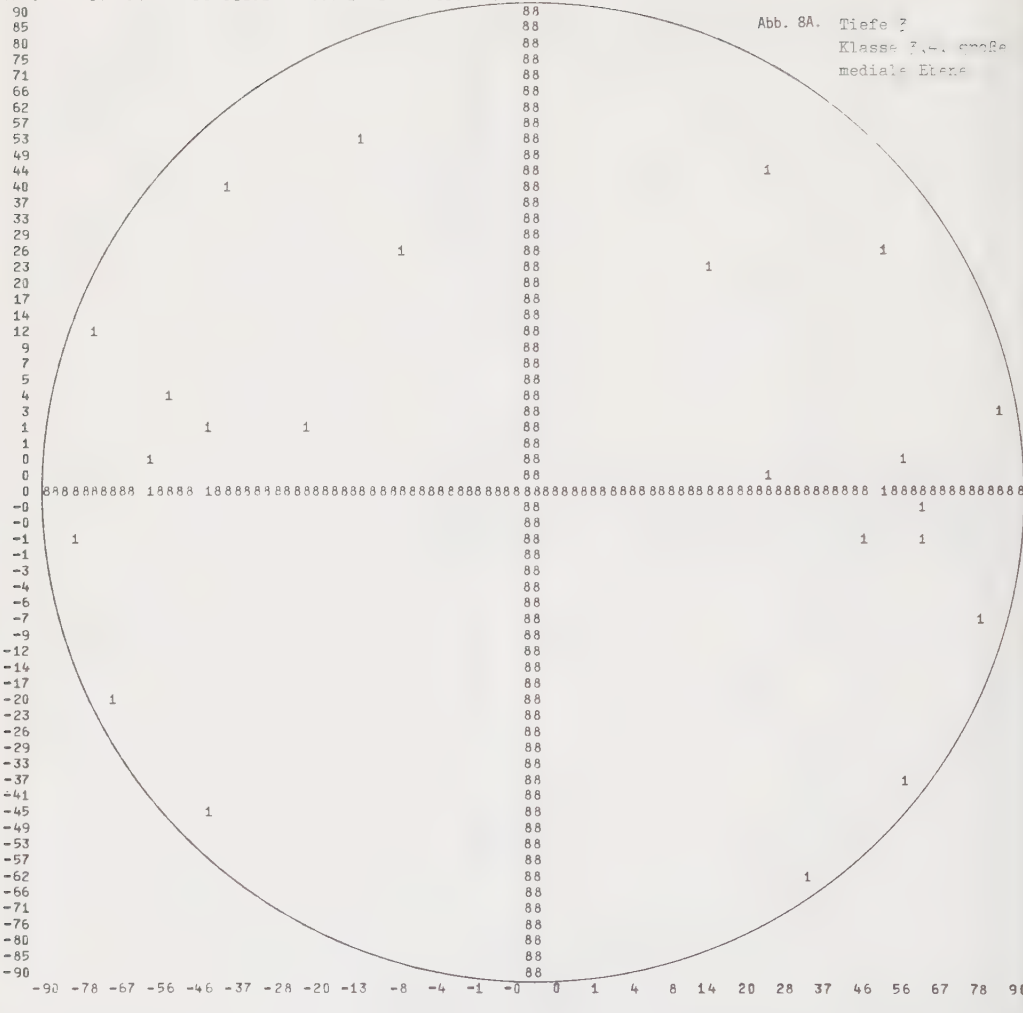
Abb. 7.  
Tiefe 3  
Klasse 3,4, klein  
frontale Ebene



|       | -90 | -78 | -67 | -56 | -46 | -37 | -28 | -20 | -13 | -8  | -4  | -1  | 0   | 1   | 4   | 8   | 14  | 20  | 28  | 37  | 46  | 56  | 67  | 78  | 90  |
|-------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| DM-MU | 0.0 | .2  | .4  | .6  | .8  | 1.0 | 1.2 | 1.4 | 1.6 | 1.8 | 2.0 | 2.2 | 2.4 | 2.6 | 2.8 | 3.0 | 3.2 | 3.4 | 3.6 | 3.8 | 4.0 | 4.2 | 4.4 | 4.6 | 4.8 |
|       | 10  | 153 | 198 | 43  | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   |
| MHET  | -90 | -80 | -70 | -60 | -50 | -40 | -30 | -20 | -10 | 0   | 10  | 20  | 30  | 40  | 50  | 60  | 70  | 80  | 90  | ANZ |     |     |     |     |     |
|       | 23  | 29  | 25  | 13  | 21  | 25  | 27  | 27  | 45  | 33  | 15  | 6   | 14  | 12  | 10  | 22  | 17  | 34  | 6   | 808 |     |     |     |     |     |

SB=J1201 XX=399 EB=1 DR= 11, -5, LM=40 2

media? c. Et cetera



|       |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
|-------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| DM-MU | 0.0 | 0.2 | 0.4 | 0.6 | 0.8 | 1.0 | 1.2 | 1.4 | 1.6 | 1.8 | 2.0 | 2.2 | 2.4 | 2.6 | 2.8 | 3.0 | 3.2 | 3.4 | 3.6 | 3.8 |
|       | 0   | 0   | 0   |     | 8   | 3   | 1   | 0   | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   |
| MTHT  | -90 | -80 | -70 | -60 | -50 | -40 | -30 | -20 | -10 | 0   | 10  | 20  | 30  | 40  | 50  | 60  | 70  | 80  | 90  | ANZ |
|       | 0   | 1   | 2   | 3   | 1   | 0   | 1   | 3   | 2   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 1   | 2   | 0   | 0   | 2   |

TF=3  
CYT=34  
SD=01201 XX=999 EB=2 DR= 11. -5. LM=40 2

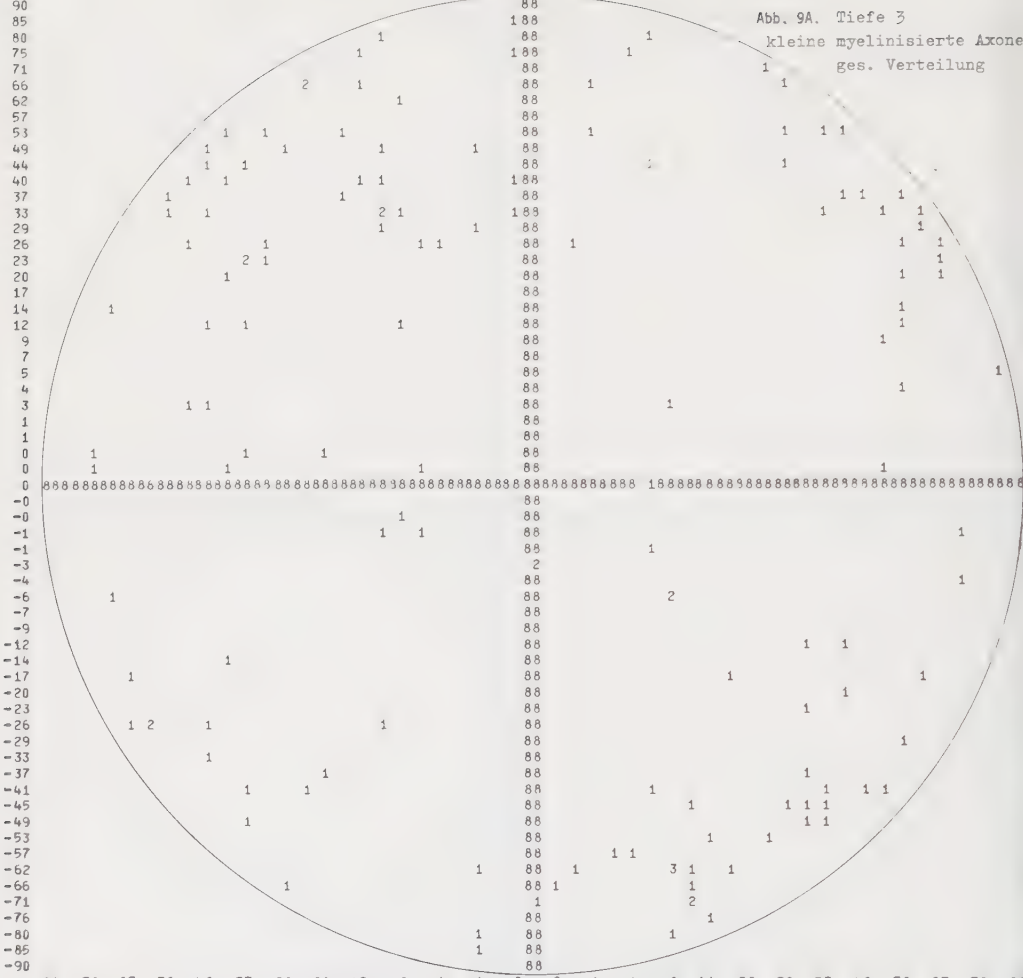
Abb. 88. *Die 2*  
Klasse F,4, grobe  
Kontaktpolster



|       | -90 | -78 | -67 | -56 | -45 | -37 | -28 | -20 | -13 | -8  | -4  | -1  | 0   | 1   | 4   | 8   | 14  | 20  | 28  | 37  | 46 | 56 | 67 | 78 | 90 |
|-------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|----|----|----|----|----|
| DM-MU | 0.0 | 0.2 | 0.4 | 0.6 | 0.8 | 1.0 | 1.2 | 1.4 | 1.6 | 1.8 | 2.0 | 2.2 | 2.4 | 2.6 | 2.8 | 3.0 | 3.2 | 3.4 | 3.6 | 3.8 | 0  |    |    |    |    |
|       | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| MTHET | -90 | -80 | -70 | -60 | -50 | -40 | -30 | -20 | -10 | 0   | 10  | 20  | 30  | 40  | 50  | 60  | 70  | 80  | 90  | ANZ |    |    |    |    |    |
|       | 2   | 0   | 1   | 1   | 1   | 2   | 0   | 2   | 3   | 2   | 9   | 0   | 2   | 0   | 0   | 0   | 1   | 1   | 1   | 38  |    |    |    |    |    |

TF=3 CYT=56 SB=01201 XX=599 EB=3 DR= 11. -5, LM=40 1

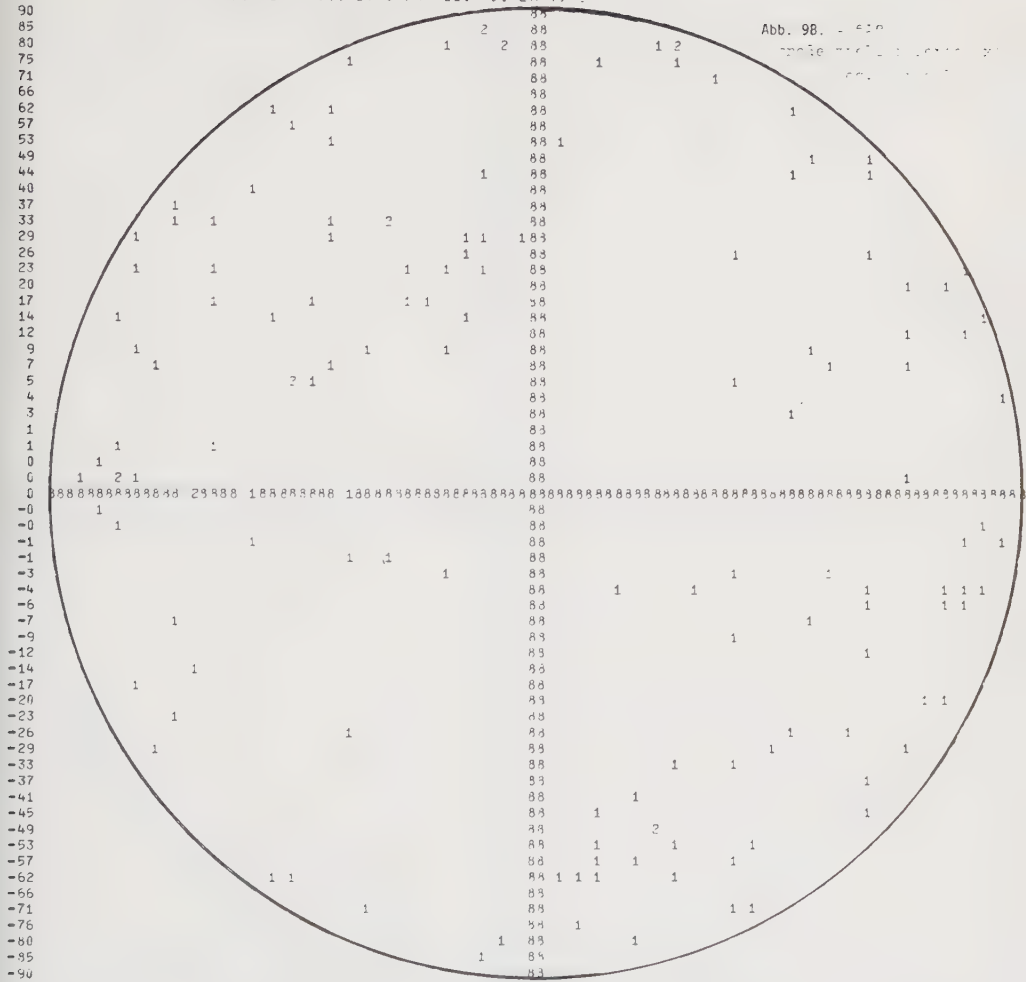
Abb. 9A. Tiefe 3  
kleine myelinisierte Axone  
ges. Verteilung



|       | -90 | -78 | -67 | -56 | -46 | -37 | -28 | -20 | -13 | -8  | -4  | -1  | -0  | 0   | 1   | 4   | 8   | 14  | 20  | 28  | 37 | 46 | 56 | 67 | 78 | 90 |
|-------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|----|----|----|----|----|----|
| DM-MU | 0.0 | .2  | .4  | .6  | .8  | 1.0 | 1.2 | 1.4 | 1.6 | 1.8 | 2.0 | 2.2 | 2.4 | 2.6 | 2.8 | 3.0 | 3.2 | 3.4 | 3.6 | 3.8 |    |    |    |    |    |    |
|       | 0   | 0   | 20  | 53  | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| MHET  | -90 | -50 | -70 | -60 | -50 | -40 | -30 | -20 | -10 | 0   | 10  | 20  | 30  | 40  | 50  | 60  | 70  | 80  | 90  | ANZ |    |    |    |    |    |    |
|       | 3   | 6   | 12  | 6   | 3   | 4   | 2   | 5   | 4   | 1   | 0   | 1   | 3   | 4   | 4   | 1   | 1   | 11  | 2   | 146 |    |    |    |    |    |    |

TF=3 CYT=56 S/N=11201 XX=599 E3=3 DR= 11. -5. LM=43 2

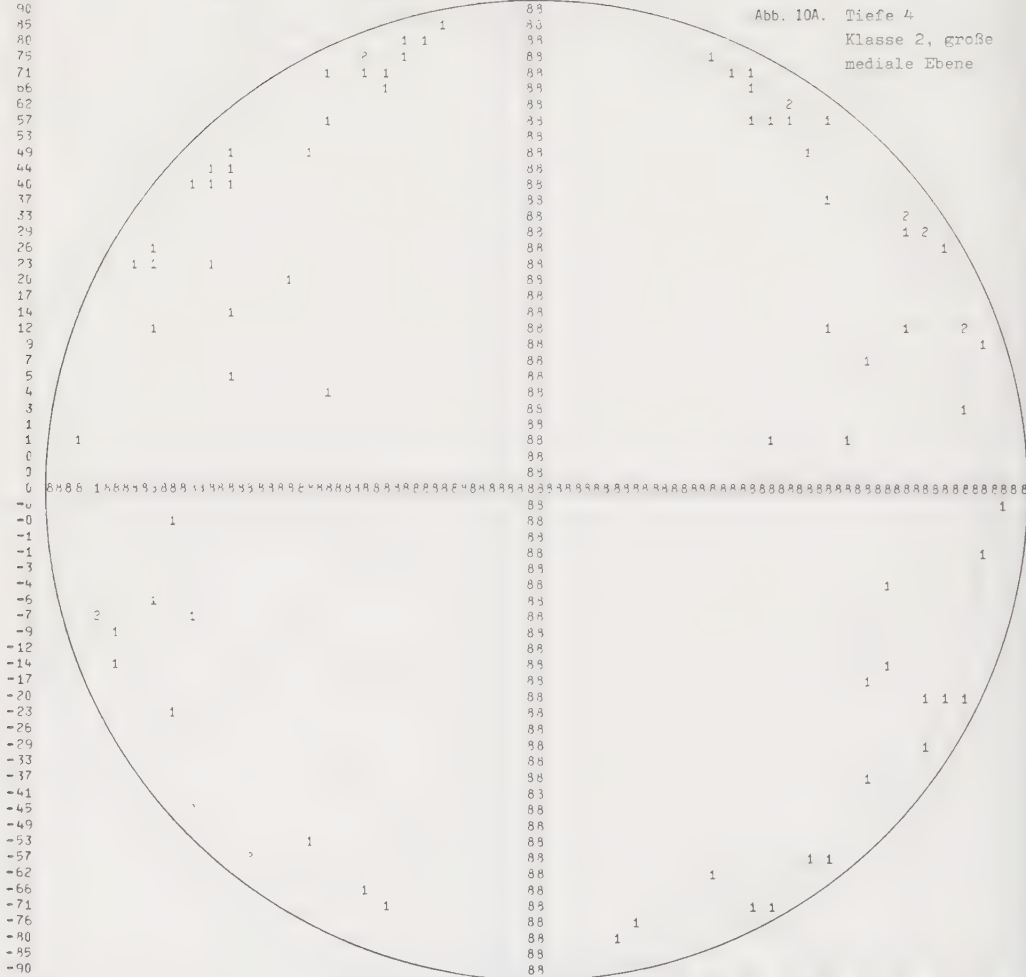
Abb. 98. ...  
...  
...



|       | -90 | -75 | -60 | -45 | -30 | -15 | 0   | 15  | 30  | 45  | 60  | 75  | 90  |
|-------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| DM-HU | 0.0 | 0.2 | 0.4 | 0.6 | 0.8 | 1.0 | 1.2 | 1.4 | 1.6 | 1.8 | 2.0 | 2.2 | 2.4 |
| MTHET | -90 | -80 | -70 | -60 | -50 | -40 | -30 | -20 | -10 | 0   | 10  | 20  | 30  |

TF=4 CYT=12 S7=01201 XX=199 E9=1 DR= 11, -5, LM=41 2

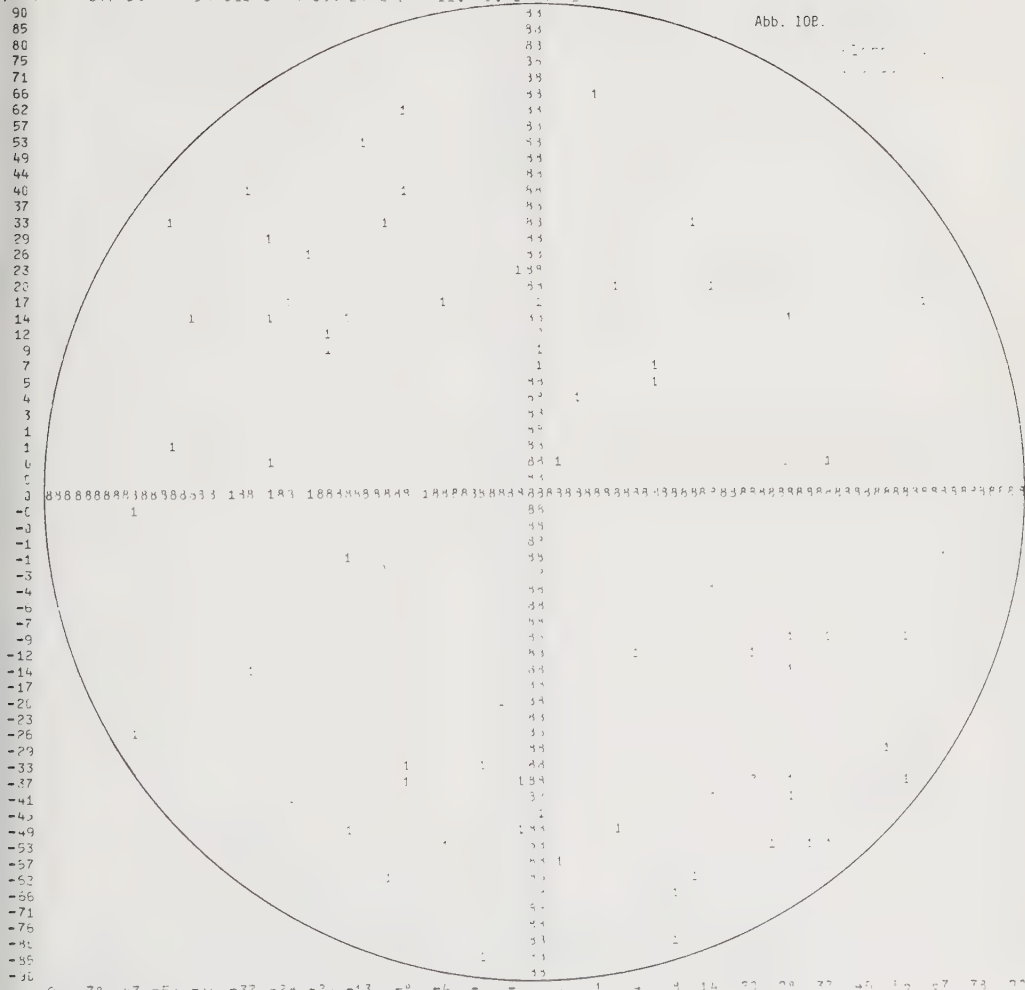
Abb. 10A. Tiefe 4  
Klasse 2, große  
mediale Ebene



|       | -90 | -78 | -67 | -56 | -45 | -37 | -28 | -20 | -13 | -9  | -4  | -1  | 0   | 1   | 4   | 8   | 14  | 20  | 28  | 37  | 46  | 56  | 67  | 78  | 90  |
|-------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| GM=MU | 0.0 | 0   | 0.2 | 0.4 | 0.6 | 0.8 | 1.0 | 1.2 | 1.4 | 1.6 | 1.8 | 2.0 | 2.2 | 2.4 | 2.6 | 2.8 | 3.0 | 3.2 | 3.4 | 3.6 | 3.8 | 4.0 | 4.2 | 4.4 | 4.6 |
| MTHT  | -90 | -82 | -75 | -68 | -60 | -52 | -44 | -36 | -28 | -20 | -12 | -4  | 4   | 12  | 20  | 28  | 36  | 44  | 52  | 60  | 68  | 76  | 84  | 92  | 100 |

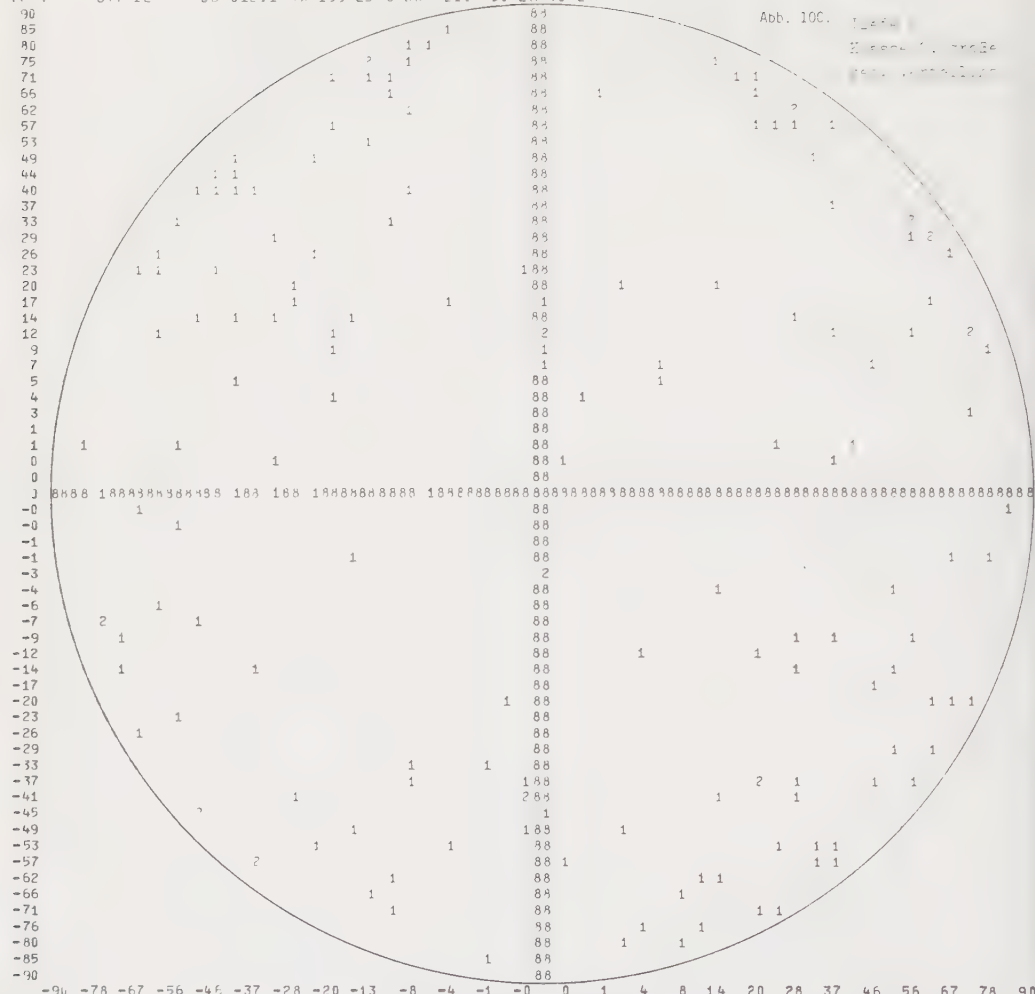
$$S_3 = 0.12^{-1} \quad YX = 19.9 \quad Z_3 = 2 \quad PF = 11, -5, LM = 47.2$$

Abb. 10E.



SB=01221 XX=199 E3=3 DR= 11. -5. LM=40 2

App. 10C



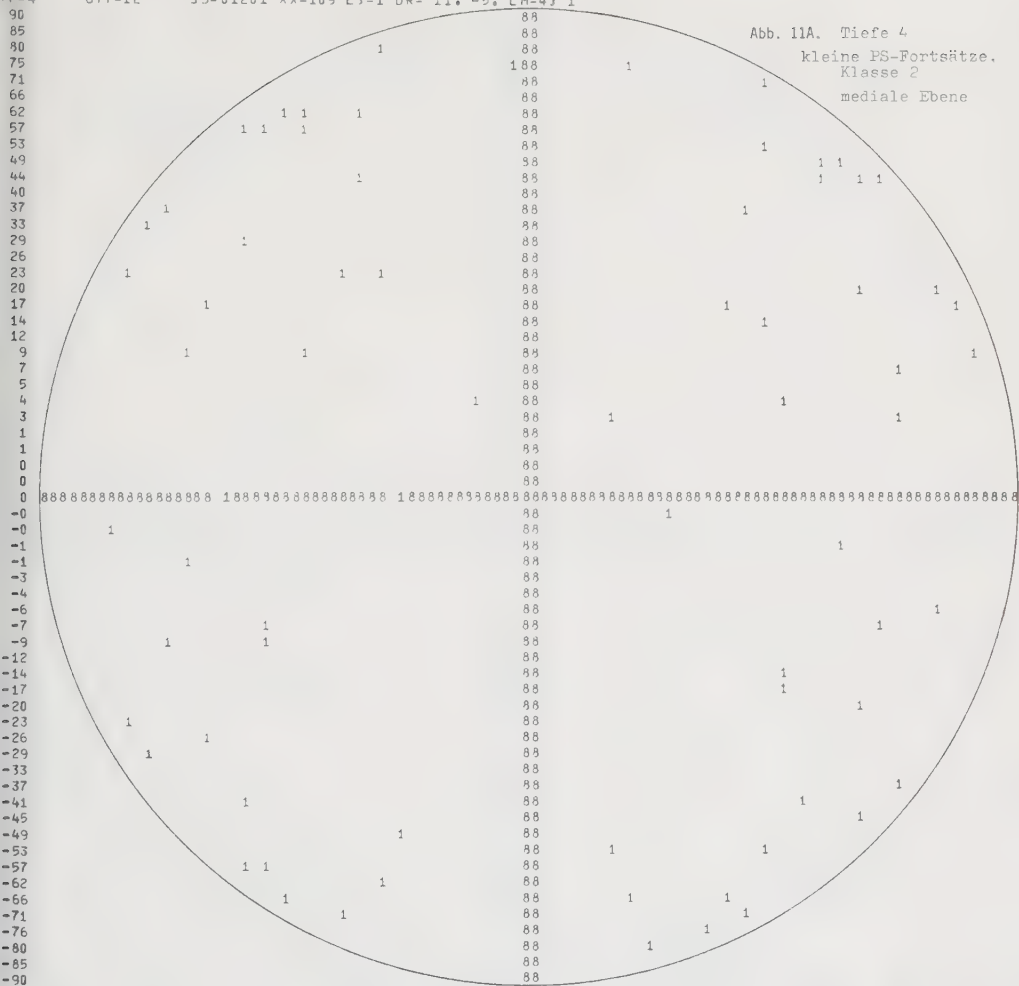
|       |     |    |    |    |    |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
|-------|-----|----|----|----|----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| DM-MU | 0.0 | .2 | .4 | .6 | .8 | 1.0 | 1.2 | 1.4 | 1.6 | 1.8 | 2.0 | 2.2 | 2.4 | 2.6 | 2.8 | 3.0 | 3.2 | 3.4 | 3.6 | 3.8 |
|       | 0   | 1  | 2  | 3  | 59 | 14  | 8   | 3   | 1   | 0   | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 1   | 0   | 0   | 0   |

|       |     |     |     |     |     |     |     |     |     |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |     |
|-------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|-----|
| YTHET | -90 | -91 | -71 | -60 | -50 | -41 | -30 | -20 | -10 | 0 | 10 | 20 | 30 | 40 | 50 | 60 | 70 | 80 | 90 | ANZ |
|       | 6   | 7   | 7   | 2   | 7   | 6   | 4   | 5   | 1   | 4 | 0  | 3  | 1  | 4  | 2  | 6  | 8  | 9  | 3  | 170 |

TF=4  
 90  
 85  
 80  
 75  
 71  
 66  
 62  
 57  
 53  
 49  
 44  
 40  
 37  
 33  
 29  
 26  
 23  
 20  
 17  
 14  
 12  
 9  
 7  
 5  
 4  
 3  
 1  
 1  
 0  
 0  
 0  
 -1  
 -1  
 -1  
 -3  
 -4  
 -6  
 -7  
 -9  
 -12  
 -14  
 -17  
 -20  
 -23  
 -26  
 -29  
 -33  
 -37  
 -41  
 -45  
 -49  
 -53  
 -57  
 -62  
 -66  
 -71  
 -76  
 -80  
 -85  
 -90

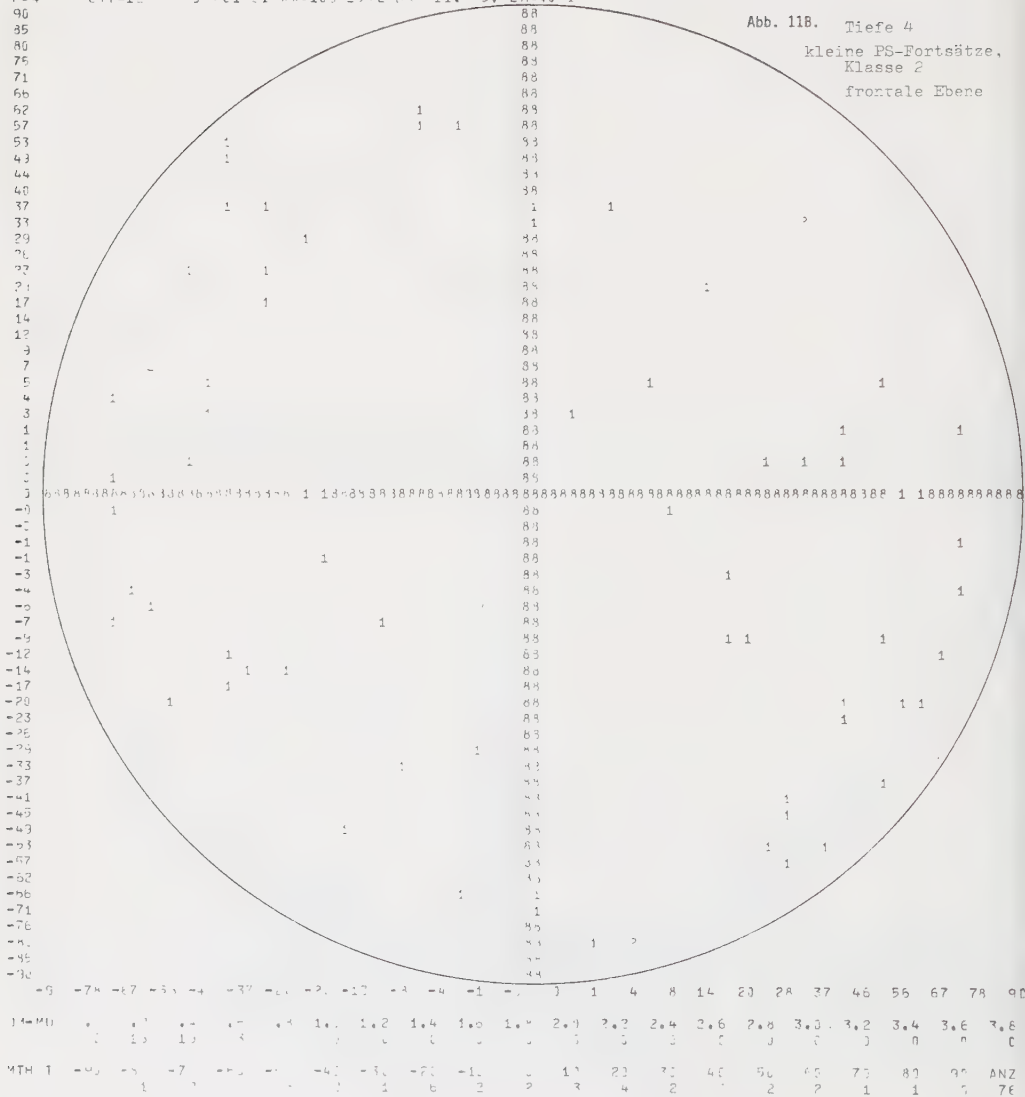
CYT=12      53=61201 XX=109 E3=1 DR= 11. -5. LM=4) 1

Abb. 11A. Tiefe 4  
 kleine PS-Fortsätze.  
 Klasse 2  
 mediale Ebene



| DM-MU | 0.0 | .2  | .4  | .6  | .8  | 1.0 | 1.2 | 1.4 | 1.6 | 1.8 | 2.0 | 2.2 | 2.4 | 2.6 | 2.8 | 3.0 | 3.2 | 3.4 | 3.6 | 3.8 |
|-------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
|       | 2   | 11  | 16  | 7   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   |
| MTHT  | -90 | -80 | -70 | -60 | -50 | -40 | -30 | -20 | -10 | 0   | 10  | 20  | 30  | 40  | 50  | 60  | 70  | 80  | 90  | AN7 |
|       | 6   | 3   | 0   | 2   | 2   | 2   | 2   | 0   | 2   | 2   | 2   | 1   | 2   | 0   | 2   | 3   | 3   | 2   | 0   | 72  |

Abb. 118. Tiefe 4  
kleine PS-Fortsätze,  
Klasse 2  
frontale Ebene



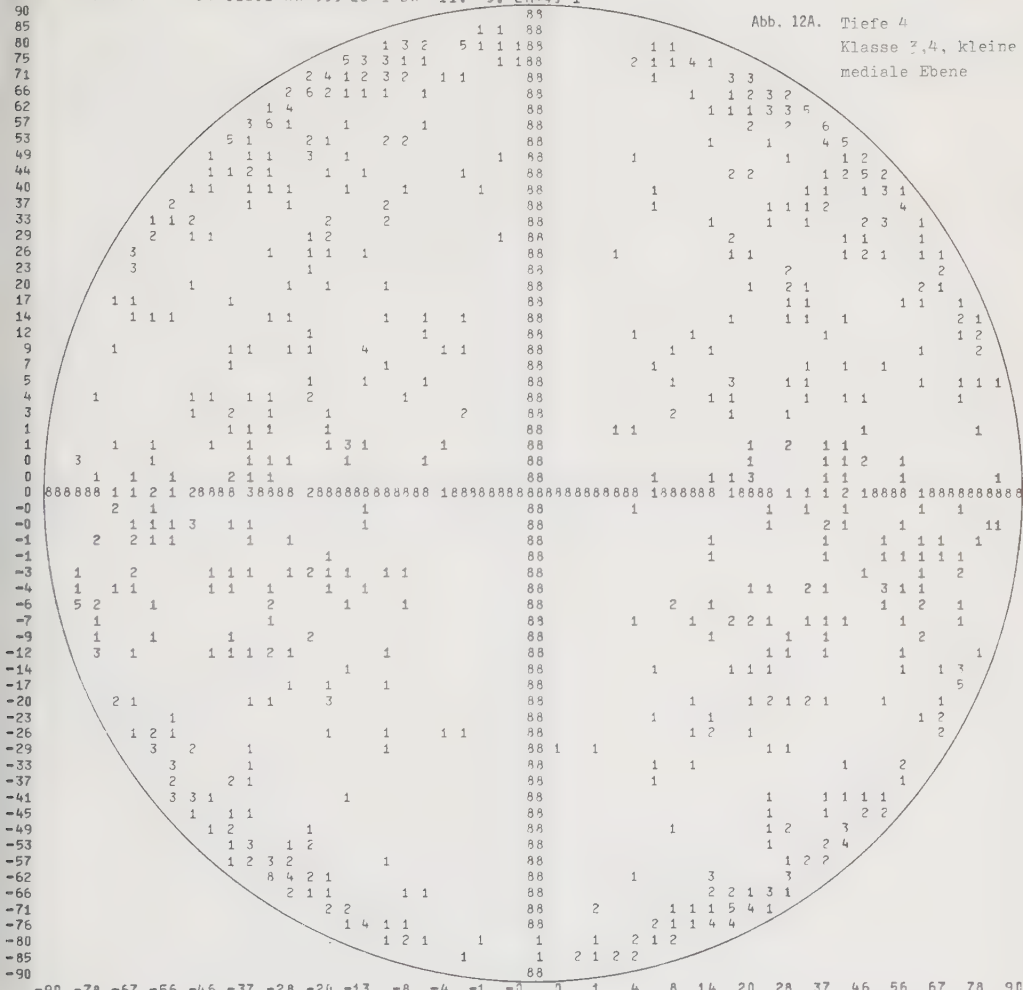
TF=4

CYT=34

SB=01201 XX=999 EB=1 DR= 11. -5. LM=40 1

Abb. 12A. Tiefe 4

Klasse 3,4, kleine  
mediale Ebene

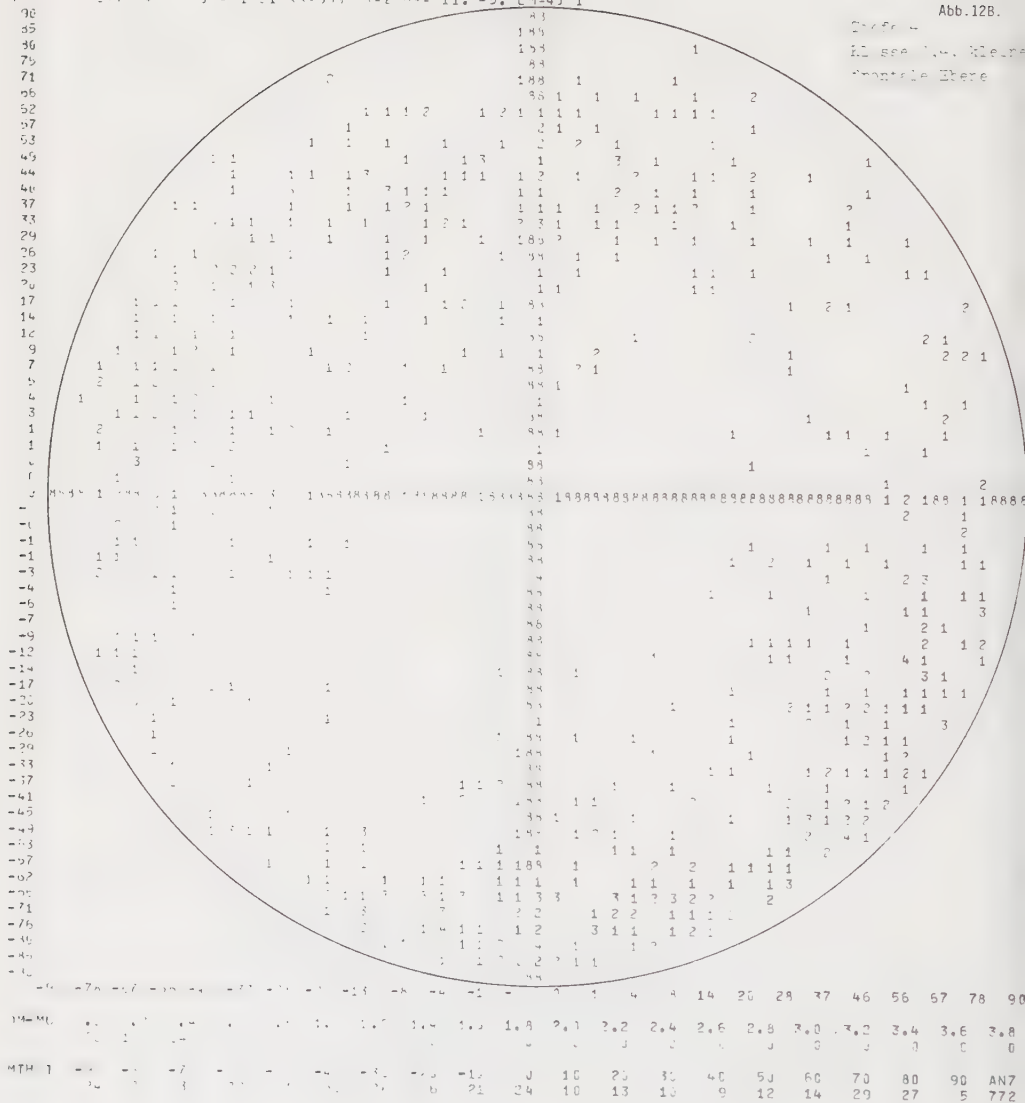


| DM-MU | 0.0 | .2  | .4  | .6  | .8  | 1.0 | 1.2 | 1.4 | 1.6 | 1.8 | 2.0 | 2.2 | 2.4 | 2.6 | 2.8 | 3.0 | 3.2 | 3.4 | 3.6 | 3.8 |
|-------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
|       | 59  | 230 | 99  | 34  | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   |
| MTHET | -90 | -80 | -70 | -60 | -50 | -40 | -30 | -20 | -10 | 0   | 10  | 20  | 30  | 40  | 50  | 60  | 70  | 80  | 90  | ANZ |
|       | 38  | 21  | 20  | 15  | 19  | 13  | 23  | 24  | 21  | 40  | 20  | 17  | 2   | 14  | 14  | 35  | 42  | 36  | 8   | 844 |

5' = 1' - 1 xx=0'13 3=2 05= 11, -5, L'4=4) 1

Abb. 12B.

11 SEP 1964. New York  
Frontier House

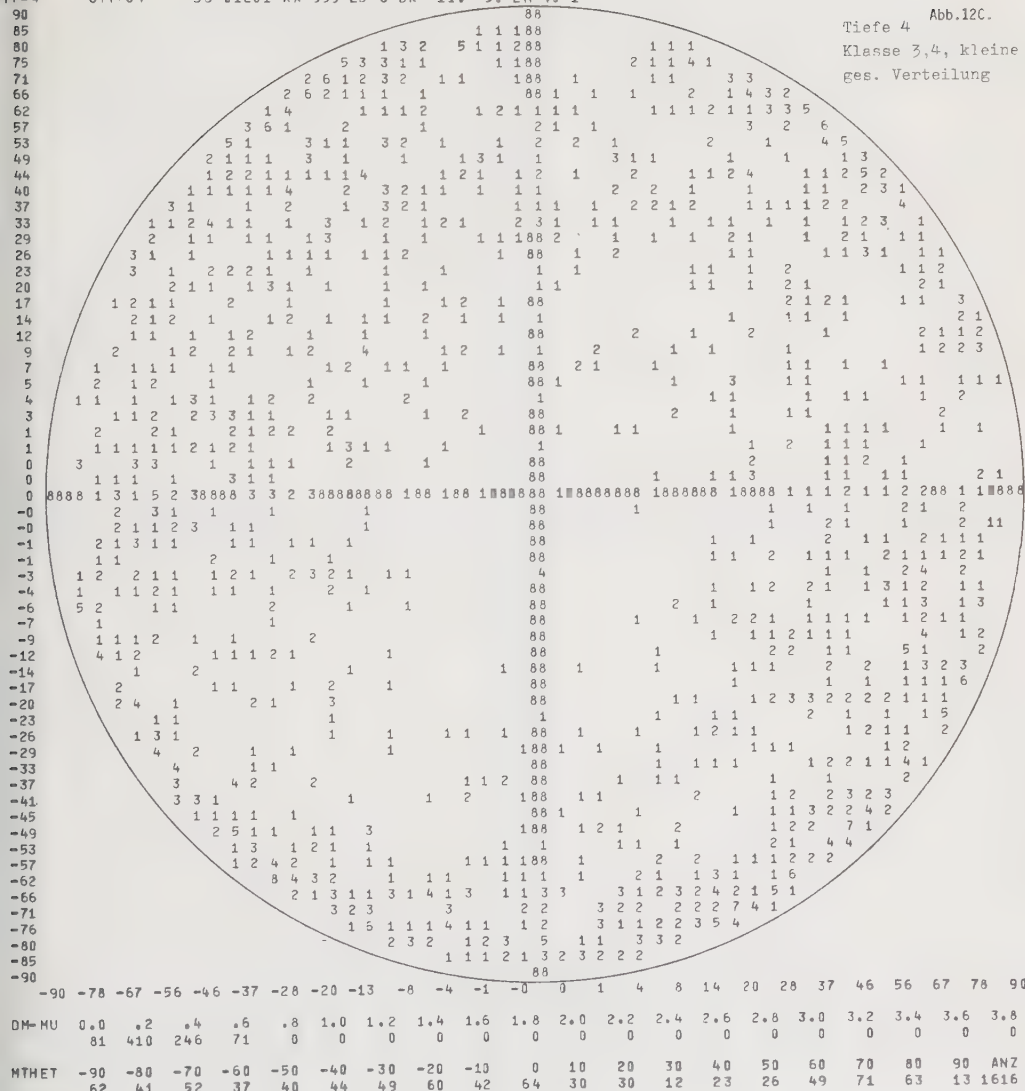


TF=4

CYT=34

SB=01201 XX=999 EB=3 DR= 11, -5, LM=40 1

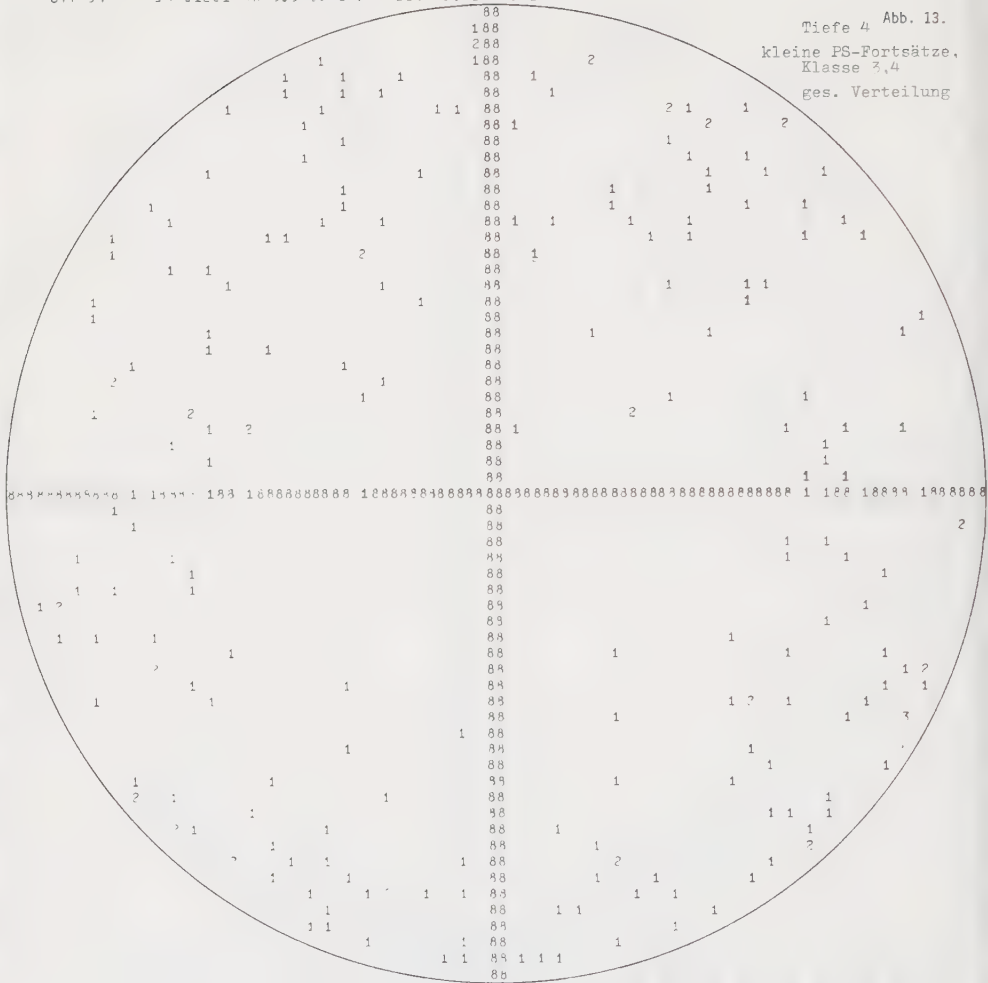
Tiefe 4 Abb.12C.

Klasse 3,4, kleine  
ges. Verteilung

90  
85  
80  
75  
71  
66  
62  
57  
53  
49  
44  
40  
37  
33  
29  
26  
23  
20  
17  
14  
12  
9  
7  
5  
3  
1  
1  
0  
J  
0  
-1  
-1  
-1  
-1  
-3  
-4  
-6  
-7  
-9  
-12  
-14  
-17  
-20  
-23  
-26  
-29  
-33  
-37  
-45  
-49  
-53  
-58  
-62  
-66  
-71  
-76  
-80  
-85  
-90

CYT=34

33=01201 XX=909 03=3 04= 11, -5, LM=40 1



Tiefe 4      Abb. 13.

kleine PS-Fortsätze,  
Klasse 3,4

ges. Verteilung

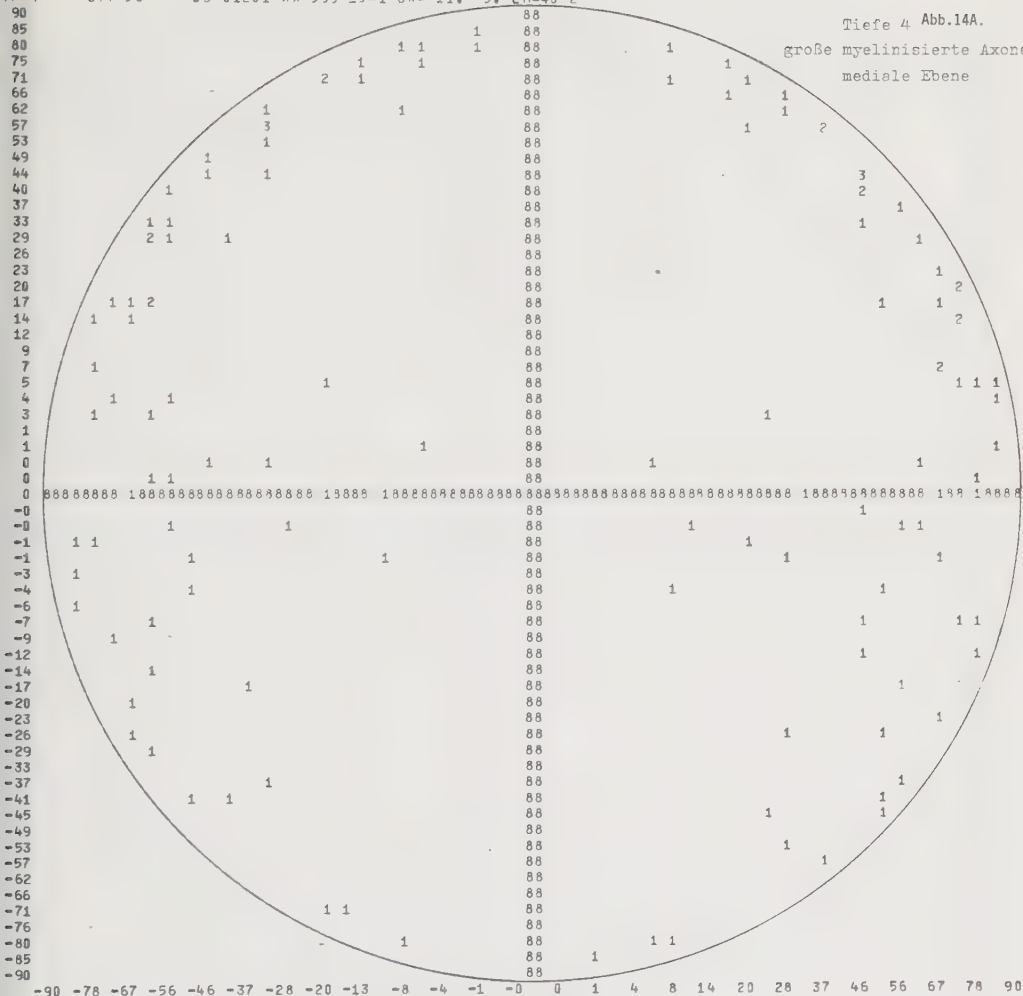
|       |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |    |    |     |
|-------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|----|----|-----|
| YH=40 | 0.6 | 0.9 | 1.4 | 1.8 | 2.0 | 2.2 | 2.4 | 2.6 | 2.8 | 3.0 | 3.2 | 3.4 | 3.6 | 3.8 |    |    |     |
| YHET  | -60 | -50 | -40 | -30 | -20 | -10 | 0   | 10  | 20  | 30  | 40  | 50  | 60  | 70  | 80 | 90 | ANZ |
|       | 3   | 10  | 3   | 2   | 4   | 12  | 6   | 5   | 6   | 2   | 4   | 9   | 6   | 12  | 8  | 2  | 23  |

TF=4 CYT=56 SB=01201 XX=599 E9=1 OF= 11. -5. LM=40 2

Tiefe 4 Abb.14A.

große myelinisierte Axone

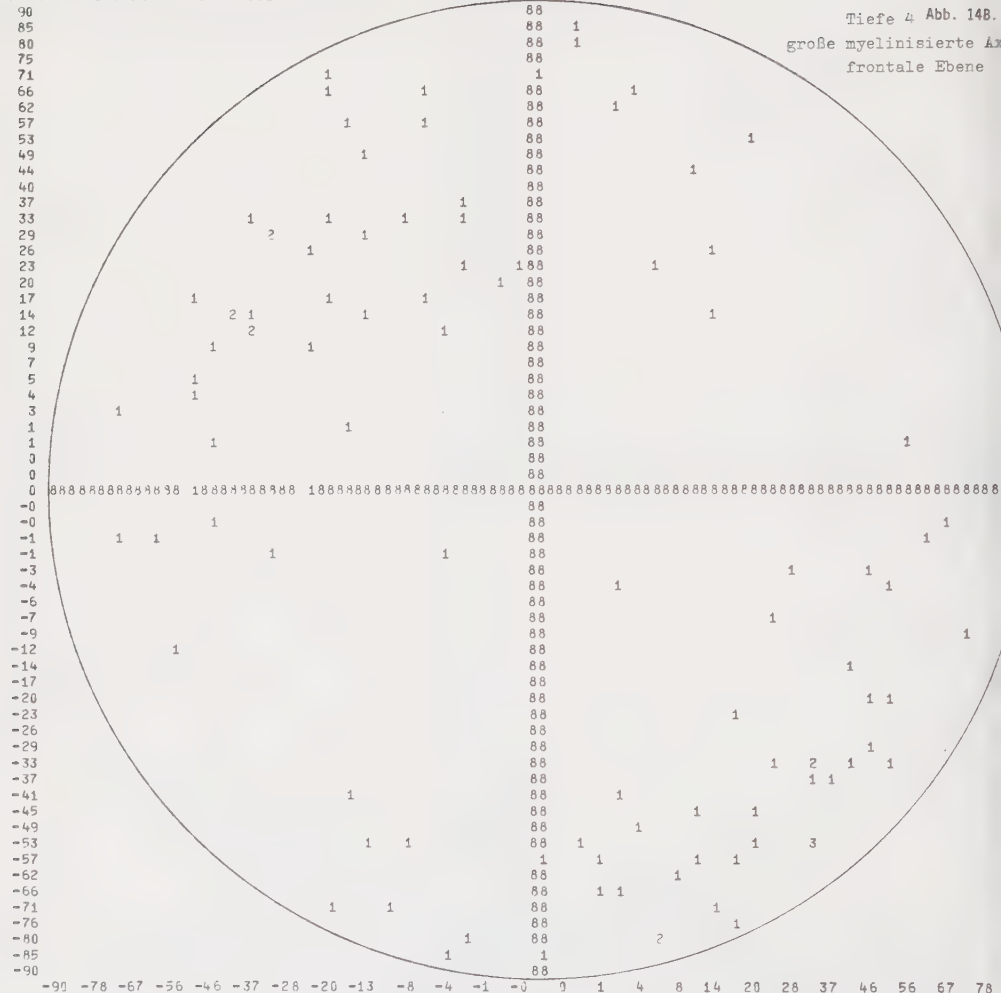
mediale Ebene



| DM-MU | 0.0 | 2   | 4   | 6   | 8   | 10  | 12  | 14  | 16  | 18 | 20 | 22 | 24 | 26 | 28 | 30 | 32 | 34 | 36 | 38  |
|-------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|-----|
|       | 0   | 0   | 0   | 0   | 32  | 24  | 8   | 3   | 0   | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0   |
| MTHET | -90 | -80 | -70 | -60 | -50 | -40 | -30 | -20 | -10 | 0  | 10 | 20 | 30 | 40 | 50 | 60 | 70 | 80 | 90 | ANZ |
|       | 8   | 4   | 2   | 4   | 0   | 1   | 4   | 3   | 6   | 3  | 1  | 3  | 1  | 2  | 2  | 1  | 8  | 11 | 3  | 134 |

TF=4 CYT=56 S9=01201 XX=599 E3=2 DR= 11. -5. LM=4) 2

Tiefe 4 Abb. 14B  
große myelinisierte Ax  
frontale Ebene



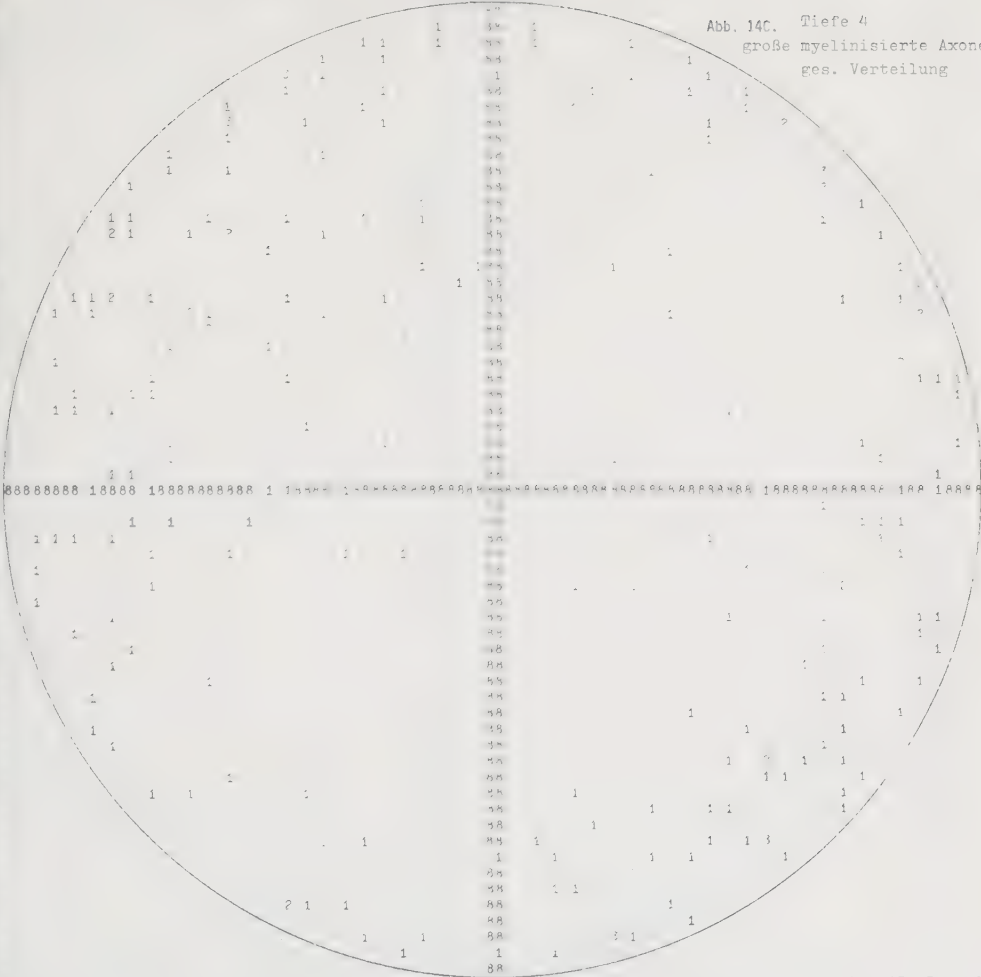
|       |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |     |     |     |     |
|-------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|-----|-----|-----|-----|
| GM-MU | 0.0 | 0.2 | 0.4 | 0.6 | 0.8 | 1.0 | 1.2 | 1.4 | 1.6 | 1.8 | 2.0 | 2.2 | 2.4 | 2.6 | 2.8 | 3.0 | 3.2 | 3.4 | 3.6 | 3.8 | 4.0 | 4.2 | 4.4 | 4.6 | 4.8 | 5.0 | 5.2 | 5.4 | 5.6 | 5.8 | 6.0 | 6.2 | 6.4 | 6.6 | 6.8 | 7.0 | 7.2 | 7.4 | 7.6 | 7.8 | 8.0 | 8.2 | 8.4 | 8.6 | 8.8 | 9.0 | 9.2 | 9.4 | 9.6 | 9.8 | 10.0 |     |     |     |     |
| MTMET | -90 | -85 | -80 | -75 | -70 | -65 | -60 | -55 | -50 | -45 | -40 | -35 | -30 | -25 | -20 | -15 | -10 | -5  | 0   | 5   | 10  | 15  | 20  | 25  | 30  | 35  | 40  | 45  | 50  | 55  | 60  | 65  | 70  | 75  | 80  | 85  | 90  | 95  | 100 | 105 | 110 | 115 | 120 | 125 | 130 | 135 | 140 | 145 | 150 | 155 | 160  | 165 | 170 | 175 | 180 |

TF=4  
 90  
 85  
 80  
 75  
 71  
 66  
 62  
 57  
 53  
 49  
 44  
 40  
 37  
 33  
 29  
 26  
 23  
 20  
 17  
 14  
 12  
 9  
 7  
 5  
 4  
 3  
 1  
 1  
 0  
 0  
 0  
 -1  
 -2  
 -3  
 -4  
 -5  
 -6  
 -7  
 -8  
 -9  
 -12  
 -14  
 -17  
 -20  
 -23  
 -26  
 -29  
 -33  
 -37  
 -41  
 -45  
 -49  
 -53  
 -57  
 -62  
 -66  
 -71  
 -76  
 -80  
 -85  
 -90

CYT=56

SB=01201 XX=599 EB=3 DR= 11, -5, LM=40 2

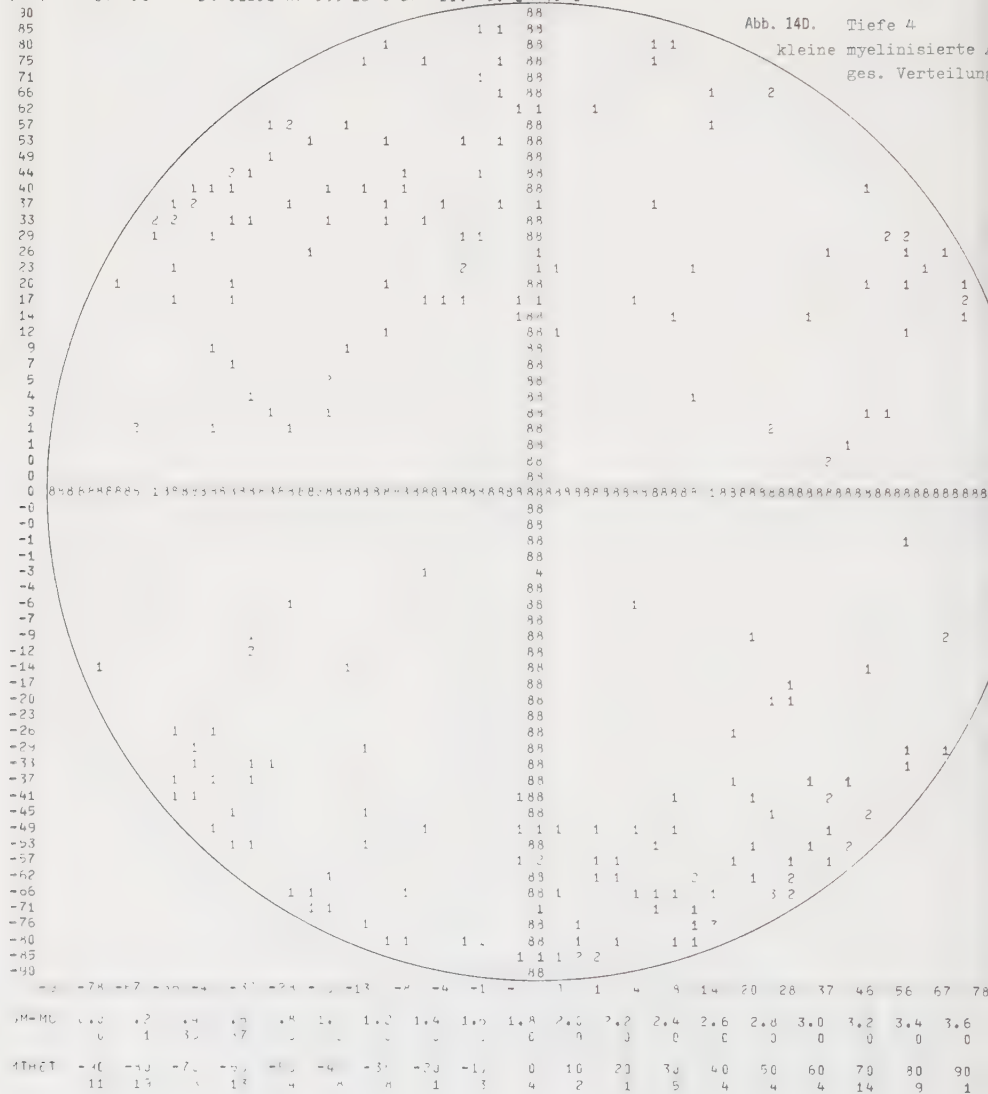
Abb. 14C. Tiefe 4  
 große myelinisierte Axone  
 ges. Verteilung



| DM-HU | 0.0 | 0.2 | 0.4 | 0.6 | 0.8 | 1.0 | 1.2 | 1.4 | 1.6 | 1.8 | 2.0 | 2.2 | 2.4 | 2.6 | 2.8 | 3.0 | 3.2 | 3.4 | 3.6 | 3.8 |
|-------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
|       | 0   | 0   | 0   | 0   | 65  | 37  | 12  | 4   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   |
| MTHET | -90 | -80 | -70 | -60 | -50 | -40 | -30 | -20 | -10 | 0   | 10  | 20  | 30  | 40  | 50  | 60  | 70  | 80  | 90  | ANZ |
|       | 10  | 7   | 8   | 10  | 5   | 8   | 7   | 6   | 9   | 7   | 1   | 4   | 1   | 2   | 3   | 3   | 10  | 13  | 4   | 236 |

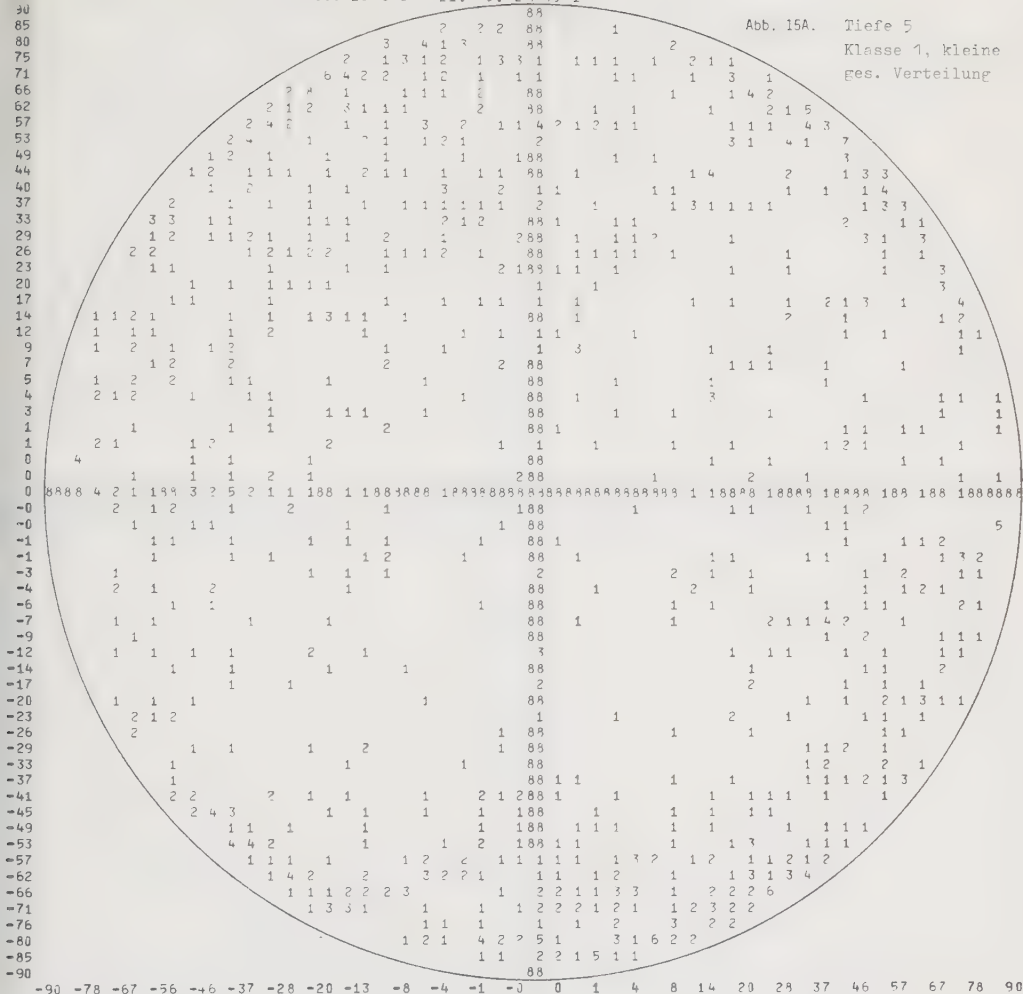
88

88



TF=5 CYT=1 SB=01201 XX=999 EB=3 DR= 11. -5. LM=40 1

Abb. 15A. Tiefe 5  
Klasse 1, kleine  
ges. Verteilung

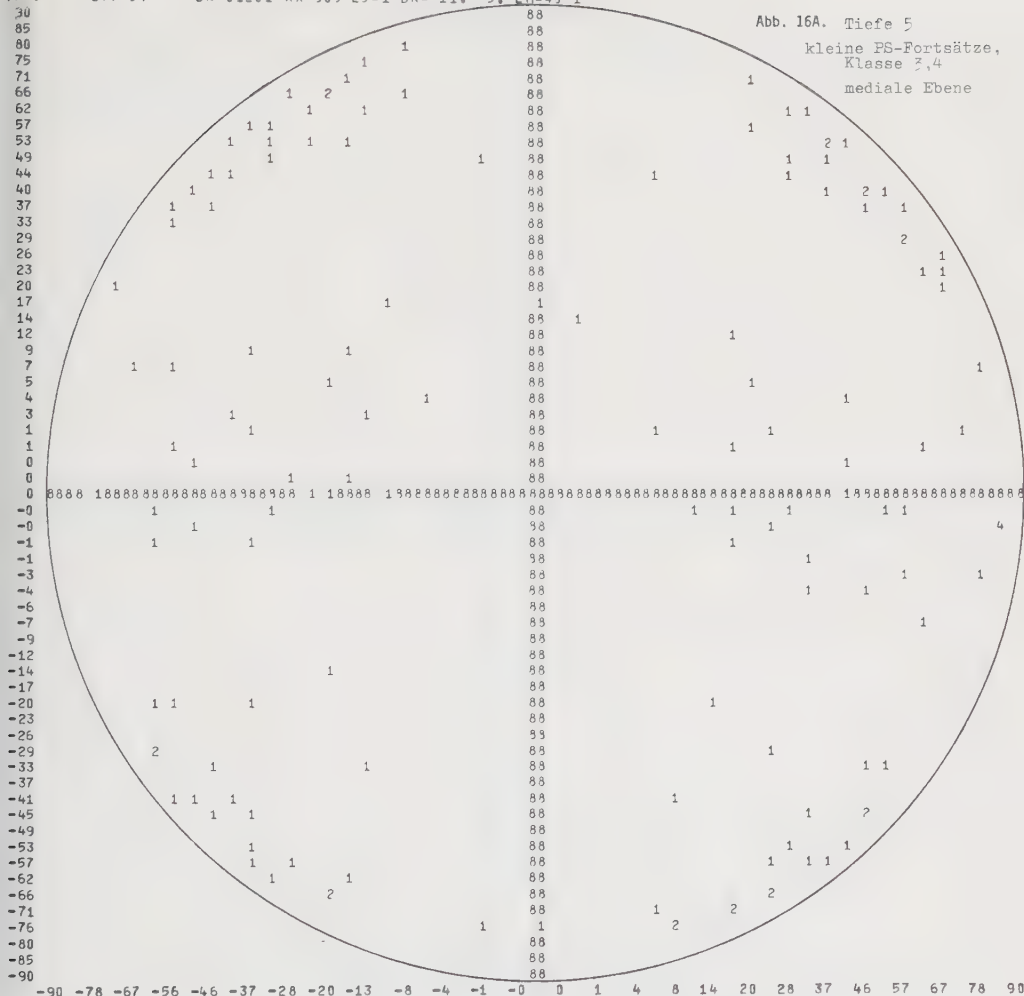


| DM-MU | 0.0 | .2  | .4  | .6  | .8  | 1.0 | 1.2 | 1.4 | 1.6 | 1.8 | 2.0 | 2.2 | 2.4 | 2.6 | 2.8 | 3.0 | 3.2 | 3.4 | 3.6 | 3.8  |
|-------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|
|       | 20  | 256 | 183 | 95  | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0    |
| MHET  | -90 | -80 | -70 | -60 | -50 | -40 | -30 | -20 | -10 | 0   | 10  | 20  | 30  | 40  | 50  | 60  | 70  | 80  | 90  | AN7  |
|       | 54  | 69  | 42  | 22  | 32  | 17  | 27  | 30  | 38  | 30  | 16  | 10  | 11  | 14  | 14  | 32  | 34  | 62  | 9   | 1108 |

TF= 30 45 60 75 90 105 120 135 150 165 180 195 210 225 240 255 270 285 300 315 330 345 360 375 390 405 420 435 450 465 480 495 510 525 540 555 570 585 600 615 630 645 660 675 690 705 720 735 750 765 780 795 810 825 840 855 870 885 900 915 930 945 960 975 990 1005 1020 1035 1050 1065 1080 1095 1110 1125 1140 1155 1170 1185 1200 1215 1230 1245 1260 1275 1290 1305 1320 1335 1350 1365 1380 1395 1410 1425 1440 1455 1470 1485 1500 1515 1530 1545 1560 1575 1590 1605 1620 1635 1650 1665 1680 1695 1710 1725 1740 1755 1770 1785 1800 1815 1830 1845 1860 1875 1890 1905 1920 1935 1950 1965 1980 1995 2010 2025 2040 2055 2070 2085 2100 2115 2130 2145 2160 2175 2190 2205 2220 2235 2250 2265 2280 2295 2310 2325 2340 2355 2370 2385 2400 2415 2430 2445 2460 2475 2490 2505 2520 2535 2550 2565 2580 2595 2610 2625 2640 2655 2670 2685 2700 2715 2730 2745 2760 2775 2790 2805 2820 2835 2850 2865 2880 2895 2910 2925 2940 2955 2970 2985 3000 3015 3030 3045 3060 3075 3090 3105 3120 3135 3150 3165 3180 3195 3210 3225 3240 3255 3270 3285 3300 3315 3330 3345 3360 3375 3390 3405 3420 3435 3450 3465 3480 3495 3510 3525 3540 3555 3570 3585 3600 3615 3630 3645 3660 3675 3690 3705 3720 3735 3750 3765 3780 3795 3810 3825 3840 3855 3870 3885 3900 3915 3930 3945 3960 3975 3990 4005 4020 4035 4050 4065 4080 4095 4110 4125 4140 4155 4170 4185 4200 4215 4230 4245 4260 4275 4290 4305 4320 4335 4350 4365 4380 4395 4410 4425 4440 4455 4470 4485 4500 4515 4530 4545 4560 4575 4590 4605 4620 4635 4650 4665 4680 4695 4710 4725 4740 4755 4770 4785 4800 4815 4830 4845 4860 4875 4890 4905 4920 4935 4950 4965 4980 4995 5010 5025 5040 5055 5070 5085 5100 5115 5130 5145 5160 5175 5190 5205 5220 5235 5250 5265 5280 5295 5310 5325 5340 5355 5370 5385 5400 5415 5430 5445 5460 5475 5490 5505 5520 5535 5550 5565 5580 5595 5610 5625 5640 5655 5670 5685 5700 5715 5730 5745 5760 5775 5790 5805 5820 5835 5850 5865 5880 5895 5910 5925 5940 5955 5970 5985 6000 6015 6030 6045 6060 6075 6090 6105 6120 6135 6150 6165 6180 6195 6210 6225 6240 6255 6270 6285 6300 6315 6330 6345 6360 6375 6390 6405 6420 6435 6450 6465 6480 6495 6510 6525 6540 6555 6570 6585 6600 6615 6630 6645 6660 6675 6690 6705 6720 6735 6750 6765 6780 6795 6810 6825 6840 6855 6870 6885 6900 6915 6930 6945 6960 6975 6990 7005 7020 7035 7050 7065 7080 7095 7110 7125 7140 7155 7170 7185 7200 7215 7230 7245 7260 7275 7290 7305 7320 7335 7350 7365 7380 7395 7410 7425 7440 7455 7470 7485 7500 7515 7530 7545 7560 7575 7590 7605 7620 7635 7650 7665 7680 7695 7710 7725 7740 7755 7770 7785 7800 7815 7830 7845 7860 7875 7890 7905 7920 7935 7950 7965 7980 7995 8010 8025 8040 8055 8070 8085 8100 8115 8130 8145 8160 8175 8190 8205 8220 8235 8250 8265 8280 8295 8310 8325 8340 8355 8370 8385 8400 8415 8430 8445 8460 8475 8490 8505 8520 8535 8550 8565 8580 8595 8610 8625 8640 8655 8670 8685 8700 8715 8730 8745 8760 8775 8790 8805 8820 8835 8850 8865 8880 8895 8910 8925 8940 8955 8970 8985 9000 9015 9030 9045 9060 9075 9090 9105 9120 9135 9150 9165 9180 9195 9210 9225 9240 9255 9270 9285 9300 9315 9330 9345 9360 9375 9390 9405 9420 9435 9450 9465 9480 9495 9510 9525 9540 9555 9570 9585 9600 9615 9630 9645 9660 9675 9690 9705 9720 9735 9750 9765 9780 9795 9810 9825 9840 9855 9870 9885 9900 9915 9930 9945 9960 9975 9990 10005 10020 10035 10050 10065 10080 10095 10110 10125 10140 10155 10170 10185 10200 10215 10230 10245 10260 10275 10290 10305 10320 10335 10350 10365 10380 10395 10410 10425 10440 10455 10470 10485 10500 10515 10530 10545 10560 10575 10590 10605 10620 10635 10650 10665 10680 10695 10710 10725 10740 10755 10770 10785 10800 10815 10830 10845 10860 10875 10890 10905 10920 10935 10950 10965 10980 10995 11010 11025 11040 11055 11070 11085 11100 11115 11130 11145 11160 11175 11190 11205 11220 11235 11250 11265 11280 11295 11310 11325 11340 11355 11370 11385 11400 11415 11430 11445 11460 11475 11490 11505 11520 11535 11550 11565 11580 11595 11610 11625 11640 11655 11670 11685 11700 11715 11730 11745 11760 11775 11790 11805 11820 11835 11850 11865 11880 11895 11910 11925 11940 11955 11970 11985 12000 12015 12030 12045 12060 12075 12090 12105 12120 12135 12150 12165 12180 12195 12210 12225 12240 12255 12270 12285 12300 12315 12330 12345 12360 12375 12390 12405 12420 12435 12450 12465 12480 12495 12510 12525 12540 12555 12570 12585 12600 12615 12630 12645 12660 12675 12690 12705 12720 12735 12750 12765 12780 12795 12810 12825 12840 12855 12870 12885 12900 12915 12930 12945 12960 12975 12990 13005 13020 13035 13050 13065 13080 13095 13110 13125 13140 13155 13170 13185 13200 13215 13230 13245 13260 13275 13290 13305 13320 13335 13350 13365 13380 13395 13410 13425 13440 13455 13470 13485 13500 13515 13530 13545 13560 13575 13590 13605 13620 13635 13650 13665 13680 13695 13710 13725 13740 13755 13770 13785 13800 13815 13830 13845 13860 13875 13890 13905 13920 13935 13950 13965 13980 13995 14010 14025 14040 14055 14070 14085 14100 14115 14130 14145 14160 14175 14190 14205 14220 14235 14250 14265 14280 14295 14310 14325 14340 14355 14370 14385 14400 14415 14430 14445 14460 14475 14490 14505 14520 14535 14550 14565 14580 14595 14610 14625 14640 14655 14670 14685 14700 14715 14730 14745 14760 14775 14790 14805 14820 14835 14850 14865 14880 14895 14910 14925 14940 14955 14970 14985 15000 15015 15030 15045 15060 15075 15090 15105 15120 15135 15150 15165 15180 15195 15210 15225 15240 15255 15270 15285 15300 15315 15330 15345 15360 15375 15390 15405 15420 15435 15450 15465 15480 15495 15510 15525 15540 15555 15570 15585 15600 15615 15630 15645 15660 15675 15690 15705 15720 15735 15750 15765 15780 15795 15810 15825 15840 15855 15870 15885 15900 15915 15930 15945 15960 15975 15990 16005 16020 16035 16050 16065 16080 16095 16110 16125 16140 16155 16170 16185 16200 16215 16230 16245 16260 16275 16290 16305 16320 16335 16350 16365 16380 16395 16410 16425 16440 16455 16470 16485 16500 16515 16530 16545 16560 16575 16590 16605 16620 16635 16650 16665 16680 16695 16710 16725 16740 16755 16770 16785 16800 16815 16830 16845 16860 16875 16890 16905 16920 16935 16950 16965 16980 16995 17010 17025 17040 17055 17070 17085 17100 17115 17130 17145 17160 17175 17190 17205 17220 17235 17250 17265 17280 17295 17310 17325 17340 17355 17370 17385 17400 17415 17430 17445 17460 17475 17490 17505 17520 17535 17550 17565 17580 17595 17610 17625 17640 17655 17670 17685 17700 17715 17730 17745 17760 17775 17790 17805 17820 17835 17850 17865 17880 17895 17910 17925 17940 17955 17970 17985 18000 18015 18030 18045 18060 18075 18090 18105 18120 18135 18150 18165 18180 18195 18210 18225 18240 18255 18270 18285 18300 18315 18330 18345 18360 18375 18390 18405 18420 18435 18450 18465 18480 18495 18510 18525 18540 18555 18570 18585 18600 18615 18630 18645 18660 18675 18690 18705 18720 18735 18750 18765 18780 18795 18810 18825 18840 18855 18870 18885 18900 18915 18930 18945 18960 18975 18990 19005 19020 19035 19050 19065 19080 19095 19110 19125 19140 19155 19170 19185 19200 19215 19230 19245 19260 19275 19290 19305 19320 19335 19350 19365 19380 19395 19410 19425 19440 19455 19470 19485 19500 19515 19530 19545 19560 19575 19590 19605 19620 19635 19650 19665 19680 19695 19710 19725 19740 19755 19770 19785 19800 19815 19830 19845 19860 19875 19890 19905 19920 19935 19950 19965 19980 19995 20010 20025 20040 20055 20070 20085 20100 20115 20130 20145 20160 20175 20190 20205 20220 20235 20250 20265 20280 20295 20310 20325 20340 20355 20370 20385 20400 20415 20430 20445 20460 20475 20490 20505 20520 20535 20550 20565 20580 20595 20610 20625 20640 20655 20670 20685 20700 20715 20730 20745 20760 20775 20790 20805 20820 20835 20850 20865 20880 20895 20910 20925 20940 20955 20970 20985 21000 21015 21030 21045 21060 21075 21090 21105 21120 21135 21150 21165 21180 21195 21210 21225 21240 21255 21270 21285 21300 21315 21330 21345 21360 21375 21390 21405 21420 21435 21450 21465 21480 21495 21510 21525 21540 21555 21570 21585 21600 21615 21630 21645 21660 21675 21690 21705 21720 21735 21750 21765 21780 21795 21810 21825 21840 21855 21870 21885 21900 21915 21930 21945 21960 21975 21990 22005 22020 22035 22050 22065 22080 22095 22110 22125 22140 22155 22170 22185 22200 22215 22230 22245 22260 22275 22290 22305 22320 22335 22350 22365 22380 22395 22410 22425 22440 22455 22470 22485 22500 22515 22530 22545 22560 22575 22590 22605 22620 22635 22650 22665 22680 22695 22710 22725 22740 22755 22770 22785 22800 22815 22830 22845 22860 22875 22890 22905 22920 22935 22950 22965 22980 22995 23010 23025 23040 23055 23070 23085 23100 23115 23130 23145 23160 23175 23190 23205 23220 23235 23250 23265 23280 23295 23310 23325 23340 23355 23370 23385 23400 23415 23430 23445 23460 23475 23490 23505 23520 23535 23550 23565 23580 23595 23610 23625 23640 23655 23670 23685 23700 23715 23730 23745 23760 23775 23790 23805 23820 23835 23850 23865 23880 23895 23910 23925 23940 23955 23970 23985 24000 24015 24030 24045 24060 24075 24090 24105 24120 24135 24150 24165 24180 24195 24210 24225 24240 24255 24270 24285 24300 24315 24330 24345 24360 24375 24390 24405 24420 24435 24450 24465 24480 24495 24510 24525 24540 24555 24570 24585 24600 24615 24630 24645 24660 24675 24690 24705 24720 24735 24750 24765 24780 24795 24810 24825 24840 24855 24870 24885 24900 24915 24930 24945 24960 24975 24990 25005 25020 25035 25050 25065 25080 25095 25110 25125 25140 25155 25170 25185 25200 25215 25230 25245 25260 25275 25290 25305 25320 25335 25350 25365 25380 25395 25410 25425 25440 25455 25470 25485 25500 25515 25530 25545 25560 25575 25590 25605 25620 25635 25650 25665 25680 25695 25710 25725 25740 25755 25770 25785 25800 25815 25830 25845 25860 25875 25890 25905 25920 25935 25950 25965 25980 25995 26010 26025 26040 26055 26070 26085 26100 26115 26130 26145 26160 26175 26190 26205 26220 26235 26250 26265 26280 26295 26310 26325 26340 26355 26370 26385 26400 26415 26430 26445 26460 26475 26490 26505 26520 26535 26550 26565 26580 26595 26610 26625 26640 26655 26670 26685 26700 26715 26730 26745 26760 26775 26790 26805 26820 26835 26850 26865 26880 26895 26910 26925 26940 26955 26970 26985 27000 27015 27030 27045 27060 27075 27090 27105 27120 27135 27150 27165 27180 27195 27210 27225 27240 27255 27270 27285 27300 27315 27330 27345 27360 27375 27390 27405 27420 27435 27450 27465 27480 27495 27510 27525 27540 27555 27570 27585 27600 27615 27630 27645 27660 27675 27690 27705 27720 27735 27750 27765 27780 27795 27810 27825 27840 27855 27870 27885 27900 27915 27930 27945 27960 27975 27990 28005 28020 28035 28050 28065 28080 28095 28110 28125 28140 28155 28170 28185 28200 28215 28230 28245 28260 28275 28290 28305 28320 28335 28350 28365 28380 28395 28410 28425 28440 28455 28470 28485 28500 28515 28530 28545 28560 28575 28590 28605 28620 28635 28650 28665 28680 28695 28710 28725 28740 28755 28770 28785 28800 28815 28830 28845 28860 28875 28890 28905 28920 28935 28950 28965 28980 28995 29010 29025 29040 29055 29070 29085 29100 29115 29130 29145 29160 29175 29190 29205 29220 29235 29250 29265 29280 29295 29310 29325 29340 29355 29370 29385 29400 29415 29430 29445 29460 29475 29490 29505 29520 29535 29550 29565 29580 29595 29610 29625 29640 29655 29670 29685 29700 29715 29730 29745 29760 29775 29790 29805 29820 29835 29850 29865 29880 29895 29910 29925 29940 29955 29970 29985 30000 30015 30030 30045 30060 30075 30090 30105 30120 30135 30150 30165 30180 30195 30210 30225 30240 30255 30270 30285 30300 30315 30330 30345 30360 30375 30390 30405 30420 30435 30450 30465 30480 30495 30510 30525 30540 30555 30570 30585 30600 30615 30630 30645 30660 30675 30690 30705 30720 30735 30750 30765 30780 30795 30810 30825 30840 30855 30870 30885 30900 30915 30930 30945 30960 30975 30990 31005 31020 31035 31050 31065 31080 31095 31110 31125 31140 31155 31170 31185 31200 31215 31230 31245 31260 31275 31290 31305 31320 31335 31350 31365 31380 31395 31410 31425 31440 31455 31470 31485 31500 31515 31530 31545 31560 31575 31590 31605 31620 31635 31650 31665 31680 31695 31710 31725 31740 31755 31770 31785 31800 31815 31830 31845 31860 31875 31890 31905 31920 31935 31950 31965 31980 31995 32010 32025 32040 32055 32070 32085 32100 32115 32130 32145 32160 32175 32190 32205 32220 32235 32250 32265 32280 32295 32310 32325 32340 32355 32370 32385 32400 32415 32430 32445 32460 32475 32490 32505 32520 32535 32550 32565 32580 32595 32610 32625 32640 32655 32670 32685 32700 32715 32730 32

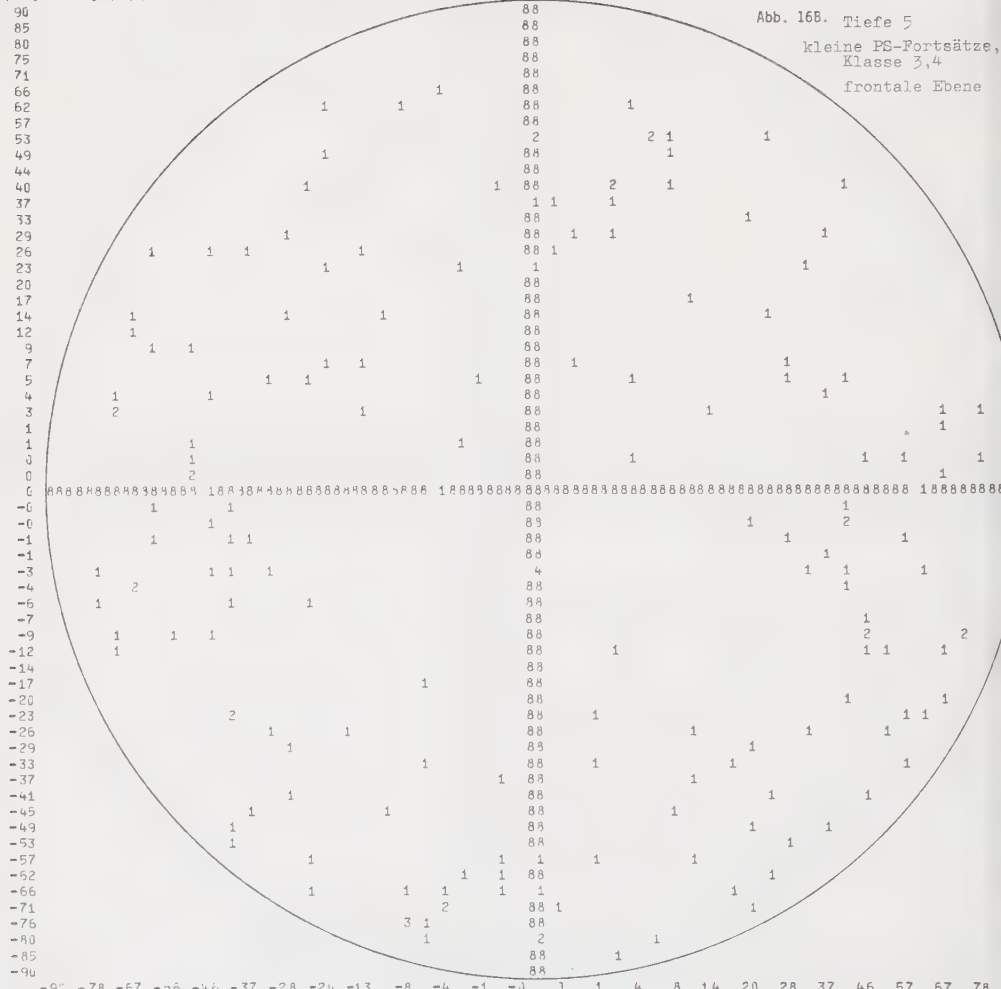
TF=5 CYT=34 SR=01201 XX=909 E3=1 DR= 11. -5. LM=40 1

Abb. 16A. Tiefe 5  
kleine PS-Fortsätze,  
Klasse 2,4  
mediale Ebene



TF=5 CYT=34 S3=01201 XX=909 EB=2 DE= 11. -5, LM=40 1

Abb. 168. Tiefe 5  
kleine PS-Fortsätze  
Klasse 3,4  
frontale Ebene

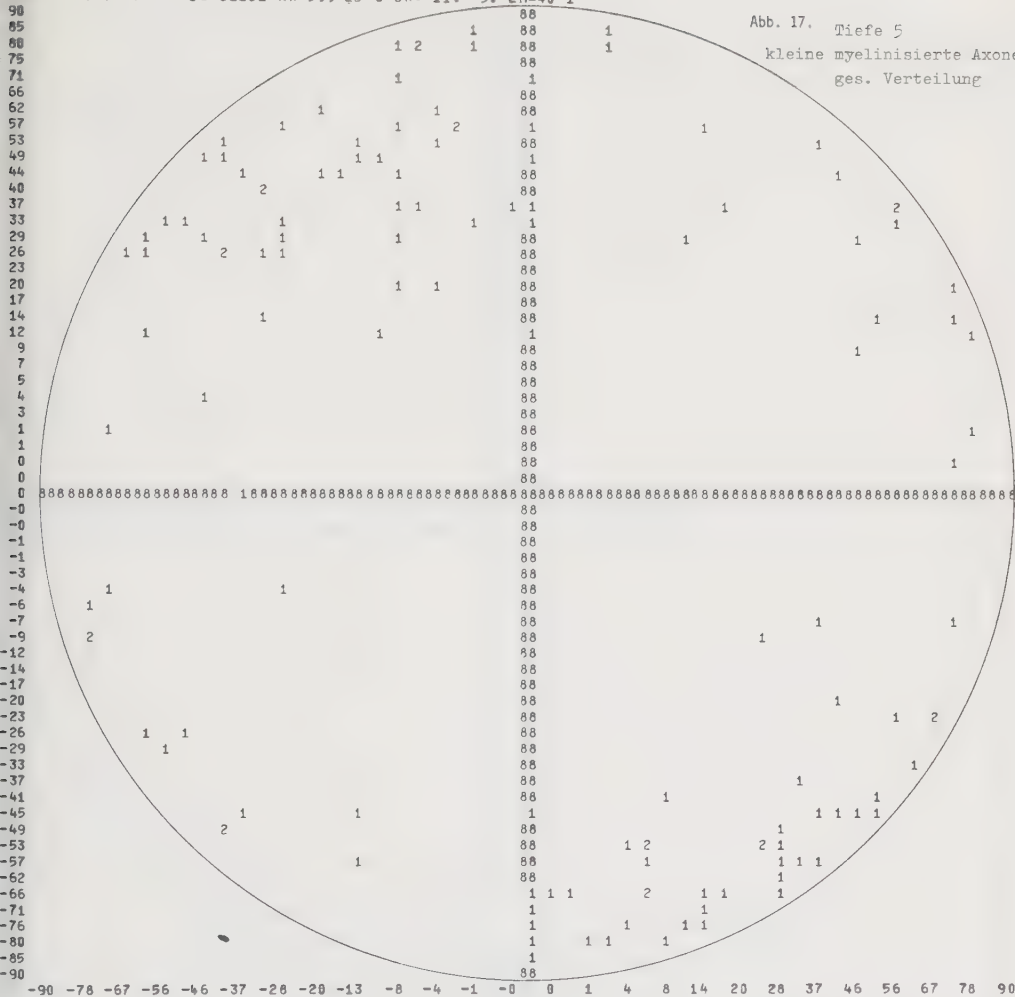


|       |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
|-------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| DM-MU | 0.0 | .2  | .4  | .6  | .8  | 1.0 | 1.2 | 1.4 | 1.6 | 1.8 | 2.0 | 2.2 | 2.4 | 2.6 | 2.8 | 3.0 | 3.2 | 3.4 | 3.6 | 3.8 |
|       | 1   | 4   | 3   | 11  | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   |
| MTHET | -90 | -90 | -70 | -60 | -50 | -40 | -30 | -20 | -10 | 0   | 10  | 20  | 30  | 40  | 50  | 60  | 70  | 80  | 90  | A   |
|       | 4   | 3   | 2   | 5   | 3   | 7   | 6   | 5   | 5   | 9   | 7   | 4   | 2   | 4   | 4   | 4   | 5   | 9   | 0   | 1   |

VF=5  
 90  
 85  
 80  
 75  
 71  
 66  
 62  
 57  
 53  
 49  
 44  
 40  
 37  
 33  
 29  
 26  
 23  
 20  
 17  
 14  
 12  
 9  
 7  
 5  
 4  
 3  
 1  
 1  
 0  
 0  
 -1  
 -1  
 -1  
 -1  
 -3  
 -4  
 -6  
 -7  
 -9  
 -12  
 -14  
 -17  
 -20  
 -23  
 -26  
 -29  
 -33  
 -37  
 -41  
 -45  
 -49  
 -53  
 -57  
 -62  
 -66  
 -71  
 -76  
 -80  
 -85  
 -90

CVT=56 SB=01201 XX=599 E9=3 DR= 11. -5. LM=40 1

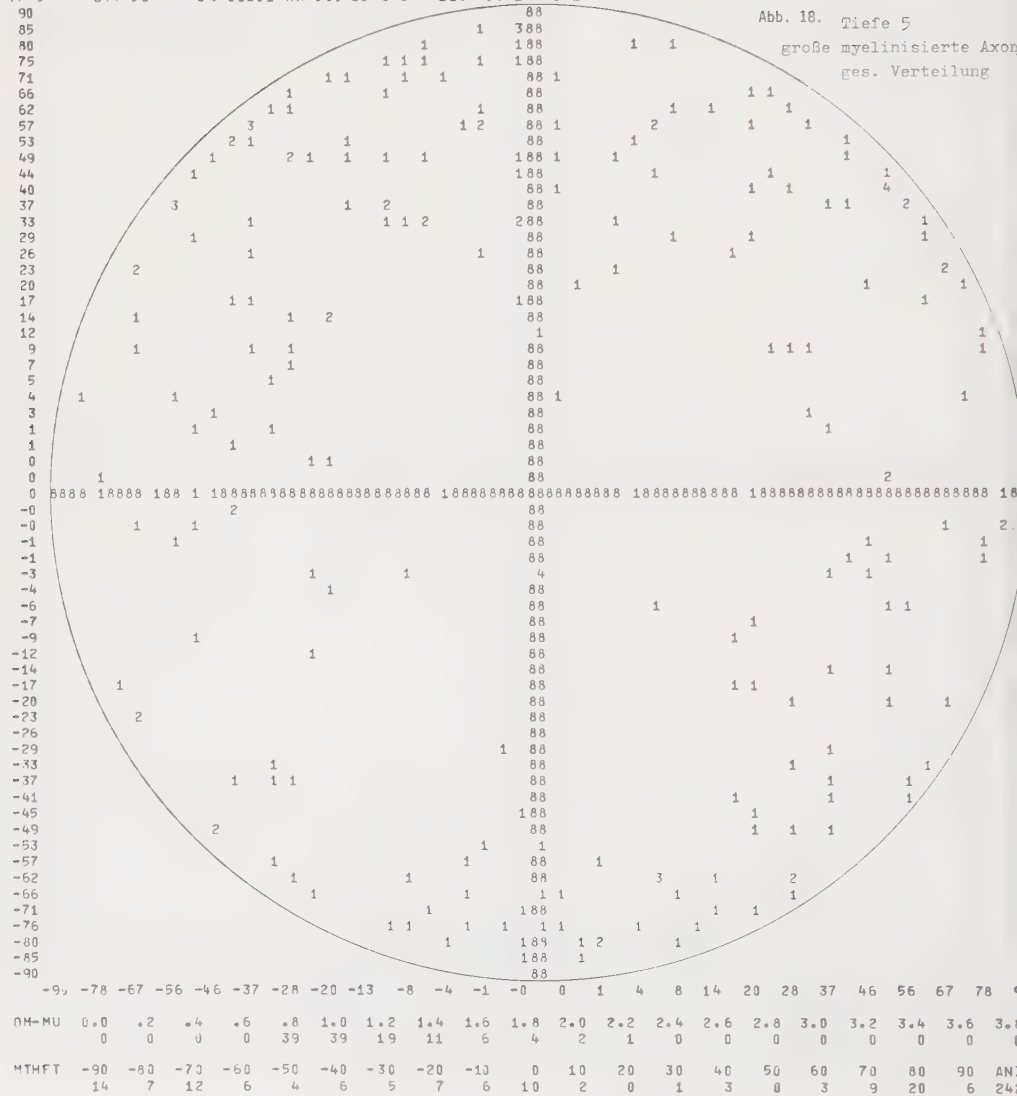
Abb. 17. Tiefe 5  
 kleine myelinisierte Axone  
 ges. Verteilung



| DM-MU | 0.0 | .2  | .4  | .6  | .8  | 1.0 | 1.2 | 1.4 | 1.6 | 1.8 | 2.0 | 2.2 | 2.4 | 2.6 | 2.8 | 3.0 | 3.2 | 3.4 | 3.6 | 3.8 |
|-------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
|       | 1   | 0   | 14  | 52  | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   |
| MTHT  | -90 | -80 | -70 | -60 | -50 | -40 | -30 | -20 | -10 | 0   | 10  | 20  | 30  | 40  | 50  | 60  | 70  | 80  | 90  | ANZ |
|       | 9   | 8   | 11  | 6   | 6   | 5   | 3   | 0   | 2   | 1   | 2   | 0   | 3   | 0   | 1   | 5   | 1   | 3   | 1   | 134 |

TF=5 CYT=56 SQ=01201 XX=599 EB=3 DR= 11. -5. LM=40 2

Abb. 18. Tiefe 5  
große myelinisierte Axon  
ges. Verteilung



SB=01201 XX=699 E3=1 DR= 11. -5. LM=40 2

Abb. 19A. Tiefe 2-5

apikale Dendriten

mediale Ebene

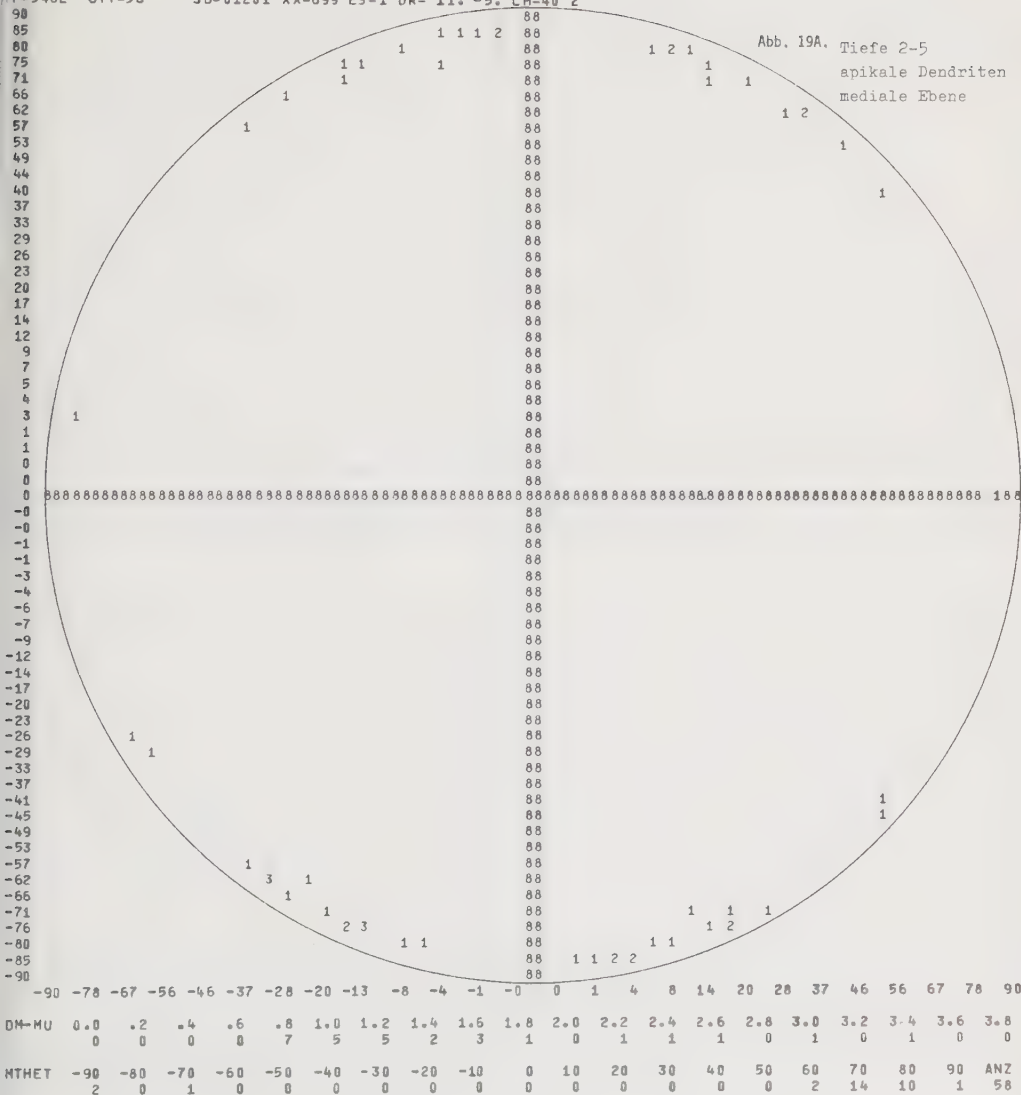
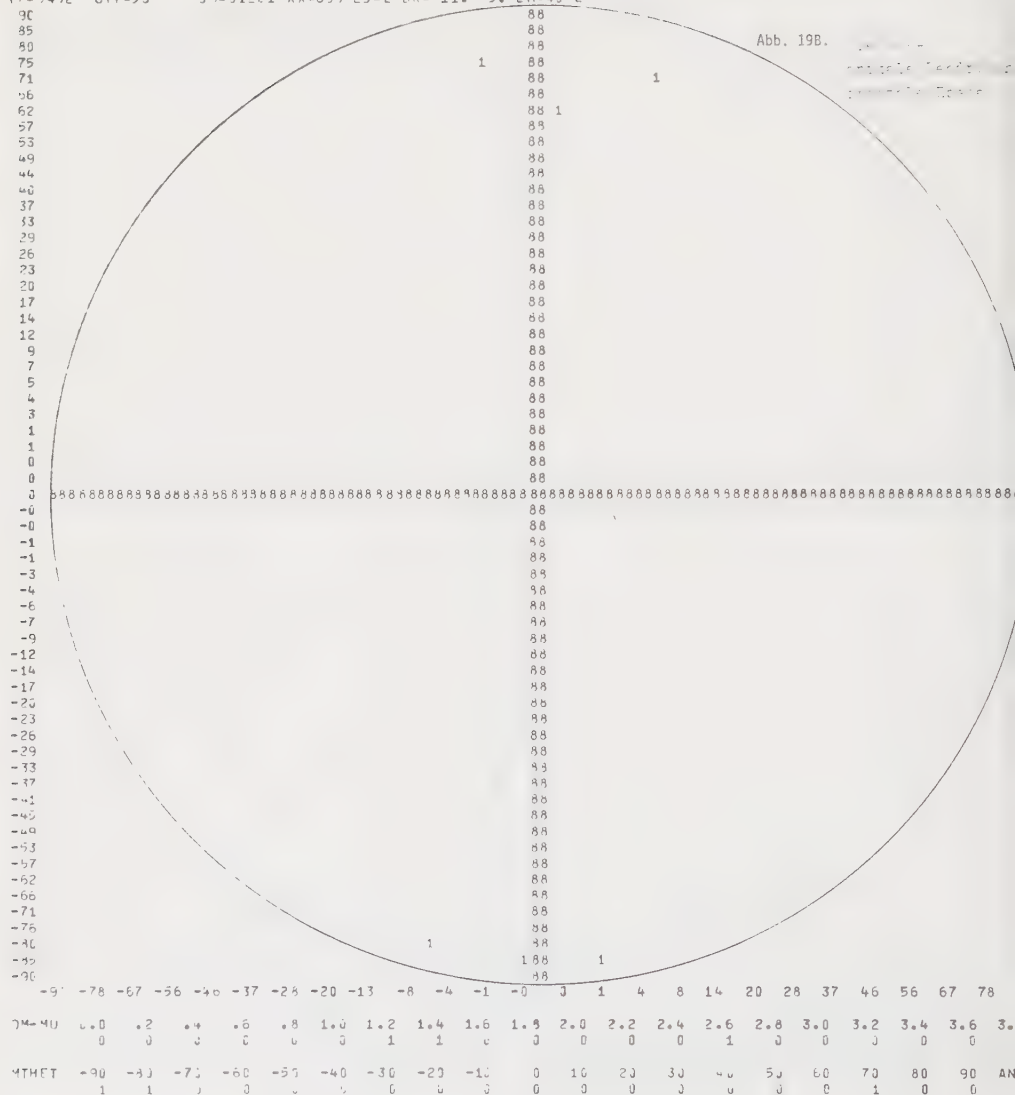
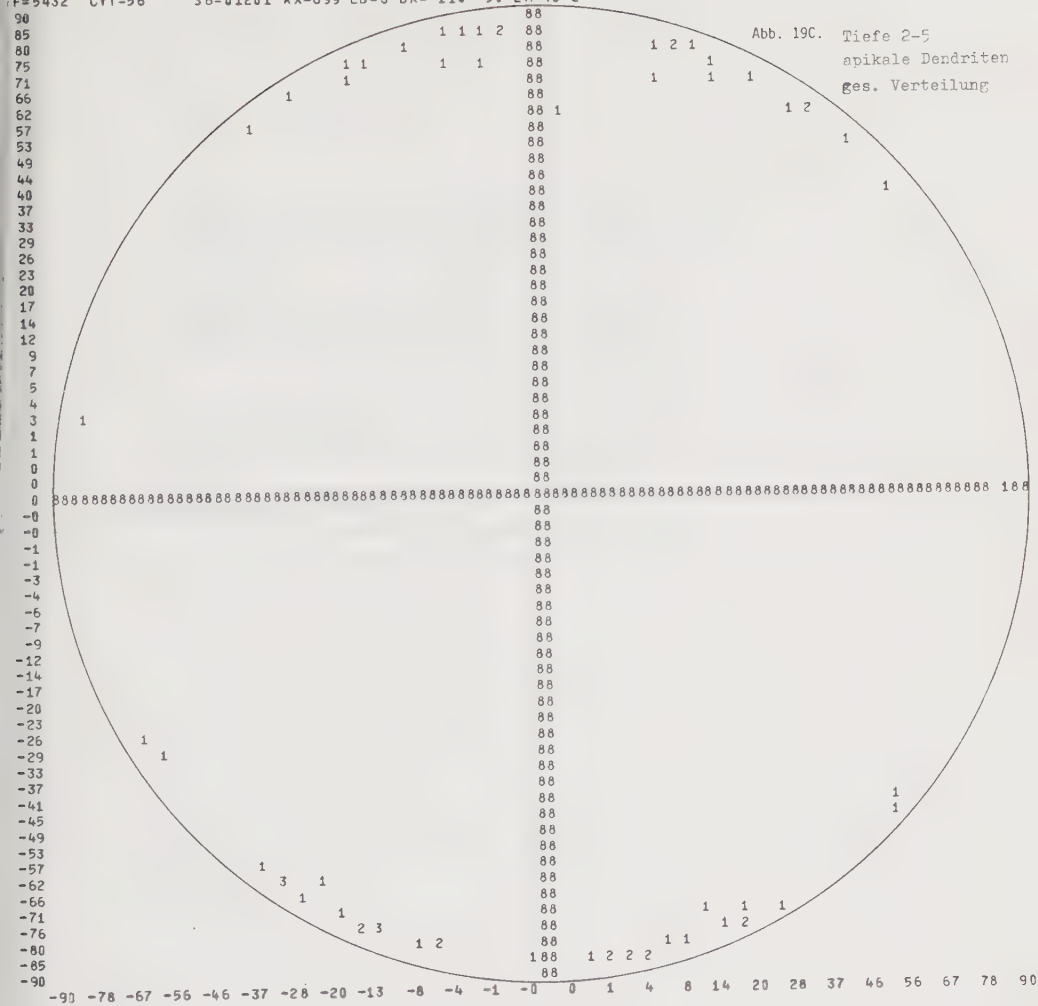


Abb. 19B.



F=5432 CYT=56 SB=01201 XX=699 EB=3 DR= 11. -5. LM=40 2

Abb. 19C. Tiefe 2-5  
apikale Dendriten  
Ges. Verteilung



| DM-MU | 0.0 | 0.2 | 0.4 | 0.6 | 0.8 | 1.0 | 1.2 | 1.4 | 1.6 | 1.8 | 2.0 | 2.2 | 2.4 | 2.6 | 2.8 | 3.0 | 3.2 | 3.4 | 3.6 | 3.8 |
|-------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
|       | 0   | 0   | 0   | 0   | 7   | 5   | 6   | 3   | 3   | 1   | 0   | 1   | 1   | 2   | 0   | 1   | 0   | 1   | 0   | 0   |
| MTHT  | -90 | -80 | -70 | -60 | -50 | -40 | -30 | -20 | -10 | 0   | 10  | 20  | 30  | 40  | 50  | 60  | 70  | 80  | 90  | ANZ |
|       | 3   | 1   | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 2   | 15  | 10  | 1   | 64  |

Ich möchte Herrn Professor Dr. D. G. von Keyserlingk für die Überlassung des Themas und für seine aktive Unterstützung bei allen Phasen der Arbeit danken.

Ebenfalls danke ich Herrn Professor Dr. O.-J. Grüsser für die Arbeitsmöglichkeiten in seiner Abteilung, und den Mitgliedern der Abteilung für viel neurophysiologisches Wissen, welches diese Arbeit erleichterte.

Christine Kelly, Monika Dulinski, und Christoph Zimmermann danke ich für ihre großartige Leistung als Schreibkraft bei den vielen Messungen.

Den Putzfrauen und der Belegschaft der Werkstätte des Physiologischen Instituts danke ich für ihre bereitwillige Hilfe.

## Lebenslauf

Ich wurde am 16. Januar 1947 in Lafayette, Indiana, als Sohn der amerikanischen Sekretärin Mary Elisabeth Tu und ihres Ehemanns, eines chinesischen Elektroingenieurs, geboren. Kurz nach meiner Geburt zog die Familie nach Tsientsin, China, um. Vor der Eroberung der Stadt durch die Truppen von Mao Tse Tung flüchtete meine Mutter mit mir zurück nach Amerika. Im Jahre 1950 bekam ich einen Stiefvater, Nicholas N. Seldon, und meinen heutigen Familiennamen. Ich besuchte Grundschulen in Indianapolis und Bloomington und die Oberschule in Indianapolis und erhielt mein Abschluszeugnis in Januar 1964. Von 1964 bis 1967 studierte ich Physik am Massachusetts Institute of Technology in Cambridge, Mass., und erwarb das "B.Sc." in Juni 1967. Schon vor dem Abschluß meines Physikstudiums hatte ich begonnen, Biologie zu studieren. Dieses Studium setzte ich am M.I.T. bis September 1968 fort. Danach wechselte ich zur Columbia University in New York über. Dort studierte ich bis Juni 1969 und ließ mich dann für ein Jahr beurlauben. In dem Jahre verreiste ich und arbeitete als Systemsprogrammierer bei einem Börsenmakler in New York. Dann kehrte ich zur Columbia University zurück und studierte dort bis Februar 1972. Meine Diplomarbeit gab ich im Fachbereich Biologie an M.I.T. ab und erwarb damit das "M.Sc." in Juni 1972. Ich verreiste bis Februar 1973 und arbeitete anschließend als Programmierer bei einer Versicherungsgesellschaft in Berlin. Seit Oktober 1973 studiere ich an der Freien Universität Berlin, im Anatomischen Institut unter der Leitung von Prof. D. G. von Keyserlingk und im Physiologischen Institut unter der Leitung von Prof. O.-J. Grüsser. Ich wurde bis Ende 1975 durch eine halbe Assistentenstelle im Anatomischen Institut unterstützt.









